UNTERSUCHUNGEN ZUR TAGES- UND JAHRESPERIODIK BEI SIEBENSCHLÄFERN (GLIS GLIS L.) +

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch – Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August Universität Göttingen

vorgelegt von
Hans-Walter Butschke
aus Lemgo

Göttingen 1976

+ Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen (II/2/4 BV 4 a – 33/69).

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534920_0038

UNTERSUCHUNGEN ZUR TAGES- UND JAHRESPERIODIK BEI SIEBENSCHLÄFERN (GLIS GLIS L.) +

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch – Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August Universität Göttingen

vorgelegt von
Hans-Walter Butschke
aus Lemgo

Göttingen 1976

+ Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen (II/2/4 BV 4 a – 33/69).

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Prof. Dr. K. Fischer
Korreferent: Prof. Dr. G. Birukow

Tag der mündlichen Prüfung: 1. 7. 1976

INHALT SEITE

I. EINLEITUNG 1

II. MATERIAL UND METHODE 4
A. VERSUCHSTIERE UND VERSUCHSBEDINGUNGEN 4
B. REGISTRIER- UND AUSWERTUNGSVERFAHREN 7

III. ERGEBNISSE 12
A. VERHALTENSBEOBACHTUNGEN 12
B. KONTROLL - VERSUCHE IM FREILAND 15
C. VORVERSUCHE UNTER LABORBEDINGUNGEN 17
D. WECHSELLICHT - VERSUCHE 19
1. Serie A: LD 12:12 (12 ± 2° C), Wildfänge 19
2. Serie B: LD 8:16 (12 ± 2° C), Kaspar - Hauser - Tiere 22
E. DAUERLICHT - SELBSTWÄHLVERSUCHE 23
1. Serie C: 45 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge 23
2. Serie D: 10 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge 27
3. Serie E: 0,5 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge 29
4. Serie G: Kaspar - Hauser - Tiere bei verschiedenen Beleuchtungsstärken (12 ± 2° C) 31

IV. DISKUSSIONEN 34
A. ENDOGENE JAHRESRHYTHMIK IM TIERREICH 34
B. PROBLEMATIK DER VERSUCHSMETHODEN 39
C. VERGLEICHENDE BESPRECHUNG DER SELBSTWÄHLVERSUCHE 43
1. Wildfänge (Serien C - E) 43
2. Kaspar - Hauser - Tiere (Serie G) 52
D. NACHWEIS DER ANGEBORENEN, ENDOGENEN JAHRESPERIODIK 55
E. AUSBLICK AUF EINIGE KÜNFTIGE UNTERSUCHUNGEN 58

V. ZUSAMMENFASSUNG 60

VI. LITERATUR 62

ABBILDUNGEN 67

I. EINLEITUNG

Zu den seit langer Zeit bekannten Kennzeichen des Lebens, Stoff- und Energiewechsel, Formwechsel, Fortpflanzung, Reizbarkeit usw., ist in den letzten Jahrzehnten in immer stärkeren Maße die Rhythmik getreten. Zahlreiche Lebensvorgänge zeichnen sich dadurch aus, daß sie nicht kontinuierlich, sondern nur rhythmisch ablaufen können, wobei allerdings die Länge der jeweiligen Periode von Fall zu Fall stark variiert. So wiederholen sich Atmung und Herzschlag bei Wirbeltieren innerhalb weniger Sekunden; lokomotorische Aktivität zeigt dagegen meist einen deutlichen 24 - Stunden - Rhythmus mit einem Maximum am Tage und einem Minimum in der Nacht, oder umgekehrt, je nachdem, ob man tag- oder nachtaktive Tiere betrachtet. In noch längeren Zeiträumen schwingen lunare und vor allem ein- und mehrjährige Zyklen, die bei Paarungs- und Fortpflanzungszeiten, Haar- und Federwechsel, Winterstarre und Winterschlaf auftreten.

Annuale Periodik tritt besonders deutlich entwickelt in der Flora und Fauna der gemäßigten, subarktischen und arktischen Breiten in Erscheinung, wo im Jahresverlauf starke Schwankungen in der Tageslänge und Temperatur bestehen. Eine lange Kälteperiode, während der außerdem wenig Nahrung vorhanden ist, stellt die Tiere vor schwerwiegende ökologische Probleme und verursacht dadurch tiefgreifende Veränderungen ihrer Verhaltensweisen.

Vielfältig sind die Möglichkeiten, die bei einzelnen Tierarten evoluiert wurden, um die kalte Jahreszeit zu überstehen (Übersicht: EISENTRAUT 1956 b): Während Wirbellose oft zu Beginn des Winters zugrunde gehen, und ihre Art nur in einem kälteresistenten inaktiven Stadium (Gemmulae bei Schwämmen, Ephippien bei Daphnien, Puppen bei Schmetterlingen), das nächste Frühjahr erreicht, können die Wirbeltiere, deren Lebensdauer ja auch meist größer ist, ohne derart starke Formveränderungen überwintern.

Oft bietet ihnen ein dichtes Winterhaarkleid erhöhten Kälteschutz. Vielfach finden auch Ortswanderungen in wärmere Gebiete statt, sei es in südliche Breiten, wie bei Zugvögeln, oder in tiefere, geschütztere Lagen, wie bei Gebirgstieren.

Eine der markantesten Anpassungsweisen, die sehr weitgehende physiologische Umstellungen mit sich bringt, stellt jedoch der Winterschlaf dar.

Winterschlafende Säugetiere, zu denen in der einheimischen Fauna Fledermäuse, Igel, Hamster, Birkenmaus und die drei Schlafmausarten Siebenschläfer, Gartenschläfer und Haselmaus gehören, begeben sich zu Beginn des Winters in ein kältesicheres Versteck. Dort schalten sie ihre Körpertemperatur bis fast zur Außentemperatur herunter, so daß sie annähernd poikilotherm werden und schränken alle Sinnes-, Bewegungs-, und Stoffwechselfunktionen bis auf ein Minimum ein. In diesem Zustand können sie mit kurzfristigen Unterbrechungen monatelang verharren, da die vorher in das Quartier eingetragenen oder im Körper aufgespeicherten Reserven den geringen Energiebedarf decken.

Der Winterschlaf ist wie viele andere zyklischen Vorgänge als Phänomen schon lange bekannt. Er hat sich durch reine Beobachtungen im Freiland oder in der Gefangenschaft nachweisen lassen. Auch über die komplizierten physiologischen Veränderungen, die dabei auftreten, liegen inzwischen zahlreiche Ergebnisse vor (Übersichten: EISENTRAUT 1956 a; SUOMALAINEN 1964). Will man aber zu genaueren Erkenntnissen über die Steuerung jahresperiodischer Prozesse gelangen, so ist es nötig, Versuchstiere dem Einfluß der natürlichen Licht- und Temperaturverhältnisse zu entziehen und sie stattdessen künstlich geschaffenen, lenkbaren Umweltbedingungen auszusetzen. Dabei sind bestimmte Größen entweder auszuschalten, konstant zu halten, oder nach einem bestimmten Plan zu variieren. Nur dadurch läßt sich herausfinden, welche äußeren Faktoren für den Ablauf des jeweiligen Rhythmus verantwortlich sind, oder ob vielleicht eine endogene Steuerung vorliegt.

Hier können tagesperiodische Experimente in relativ kurzer Zeit zu den gewünschten Ergebnissen führen. Bei Jahresperiodischen Untersuchungen dauert es dagegen sehr lange, bis sich Befunde auf eine genügend breite Basis stellen lassen. Deshalb ist es wohl verständlich, wenn unser heutiges Wissen über die exogenen und endogenen Anteile der Steuerung im Bereich der 24 - stündigen Rhythmik bereits recht weit fort-

geschritten ist, unsere Kenntnisse über entsprechende Vorgänge bei der Jahresrhythmik dagegen noch große Lücken aufweisen (Übersichten: ASCHOFF 1955; IMMELMANN 1963, 1967; LANG 1973; BERTHOLD 1974). Besonders endogene Steuerung jahresperiodischer Vorgänge konnte erst von wenigen Autoren und bei wenigen Tieren, meist Vertebraten zweifelsfrei nachgewiesen werden (BERTHOLD et al. 1972 a und b; BROCK 1975 a - c; FISCHER, BUTSCHKE und MAHLERT 1975; GOSS 1969 a und b; GWINNER et al. 1971; HELLER und POULSON 1970; JEGLA und POULSON 1970; MERKEL 1963; PENGELLEY und ASMUNDSON 1969, 1970, 1971; PENGELLEY und FISHER 1957, 1961, 1963; PENGELLEY und KELLY 1966; SCHWAB 1971).

Um zu diesem Problemkreis einen Beitrag zu leisten, werden in der Arbeitsgruppe FISCHER im I. Zoologischen Institut Göttingen seit meheren Jahren eine Reihe von Siebenschläfern in Registrierkäfigen gehalten. Mit diesen Tieren sind bisher Versuche im Freiland, im Wechsellicht, hauptsächlich aber unter Dauerlicht - Selbstwählbedingungen durchgeführt worden. Dabei wurde dem Versuchstier kein LD - Wechsel vorgegeben, wie dies normalerweise in solchen Langzeitexperimenten geschieht. Es blieb ihm vielmehr selbst überlassen, ob es sich im Licht oder im Dunkeln aufhalten wollte. So konnte es jederzeit völlig unbeeinflußt von Variablen in der Umwelt, entscheiden, unter welchen Bedingungen es leben mochte. Bei der Untersuchung circadianer Rhythmen sind solche "Selbstwählversuche" bereits mehrfach mit Erfolg angewandt worden (ASCHOFF et al. 1968; HEPPNER und FARNER 1971; RENSING 1972; THINES 1970; WAHLSTRÖM 1971; WARDEN und SACHS 1974).
Im annualen Bereich liegen dagegen entsprechende erfolgreiche Untersuchungen meines Wissens bislang nicht vor.

II. MATERIAL UND METHODE

A. VERSUCHSTIERE UND VERSUCHSBEDINGUNGEN

Als Versuchstiere dienen Siebenschläfer (Glis glis L.) aus der Umgebung von Bredenbeck bei Hannover, einem der nördlichsten Teile des geschlossenen Verbreitungsgebietes dieser Art (s. Karte bei VIETINGHOFF - RIESCH 1960)[+]. Dieser Nager erweist sich aus folgenden Gründen als besonders geeignet für Langzeitversuche: Er kann erstens bis zu acht Jahre alt werden (MOHR 1950), so daß Experimente auch mit Wildfängen möglich sind, deren Alter nicht bekannt ist. Zweitens gehört er zu den ausgeprägten Winterschläfern (EISENTRAUT 1956 a). Da sein Schlafverhalten auf einer sehr ursprünglichen Evolutionsstufe steht (CADE 1962), zeigt er unter natürlichen Bedingungen eine lange Ruhephase von September/Oktober bis April/Mai (MOHR 1950; VIETINGHOFF - RIESCH 1960), wobei nur wenige kurze Unterbrechungen auftreten. Drittens läßt er sich auch in relativ kleinen Käfigen ohne Schwierigkeiten lange halten, da Ernährung und Pflege wenig Probleme bereiten. Viertens, und das scheint entscheidend zu sein, ist er als nachtaktives Tier in der Lage, spontan dunkle Räume aufzusuchen.

Meist kamen die Siebenschläfer adult in die Versuche; in zwei Fällen gelang es aber auch, Jungtiere zu beschaffen. Einmal wurde ein trächtiges Weibchen, beim zweiten Mal eines mit kleinen, noch blinden Jungen eingefangen. Dadurch erhielt ich Kaspar - Hauser - Tiere, die vor Versuchsbeginn noch keine natürliche Jahresrhythmik erlebt hatten.

Als Versuchskäfige werden 87 cm lange, 50 cm tiefe und 82 cm hohe Behälter aus verzinktem Eisenblech benutzt (Abb. 1), in denen die Tiere einzeln leben. Jeder Käfig ist oben mit einer Plexiglasscheibe abgedeckt. Darauf befindet sich eine Tageslicht - Leuchtstoffröhre, deren Lichtstärke durch unterschiedliches Abdunkeln mit Isolierband und schwarzem Karton soweit reduziert werden kann, wie es

---

[+] Herrn A. v. ARNIM danke ich hiermit herzlich für seine Hilfe bei der Beschaffung des Tiermaterials.

für den jeweiligen Versuch erwünscht ist. So wird eine Veränderung des Emissionsspektrums verhindert. Bei den inzwischen abgeschlossenen Wechsellicht - Versuchen wurden diese Lampen über eine Schaltuhr gesteuert. Bei den Dauerlicht - Selbstwählversuchen, die zur Zeit noch andauern, brennen sie ständig.

Unten an beiden Seitenwänden der Käfige und oben an der Rückwand befinden sich mit Fliegendraht und Blenden abgedeckte Öffnungen, die eine Luftzirkulation ermöglichen. Die Bodenplatte ist herausziehbar und etwa 2 cm hoch mit Streu aus Hobelspänen bedeckt. An der Rückwand unten und einer Seitenwand oben sind zwei lichtdichte Schlafkästen (25 x 25 x 20 cm) angebracht, die aus Buchenbrettern von 3 cm Stärke bestehen, damit die Tiere sich nicht durchnagen können. (Ursprünglich waren die Schlafkästen auch aus Blech angefertigt. Da aber die Feuchtigkeitsausscheidungen der Siebenschläfer das Heu schnell zum Faulen brachte, erwies sich Holz wegen seiner Saugfähigkeit als besser geeignetes Material.) Vor dem Eingang zu den Schlafkästen ist ein ca. 15 cm langer, 7 cm hoher und 8 cm breiter Laufgang befestigt. Er weist eine Neigung nach unten auf, damit kein Licht in sie eindringt. Sein Boden besteht aus einer Wippe, mit der ein Teil der Aktivität registriert werden kann, weil sie vom Tier beim Betreten und Verlassen der Schlafkästen bewegt werden muß. Drei schräg durch den Käfig gezogene Kletterstangen und ein an der linken Wand angeschraubtes Laufrad von 40 cm Durchmesser, an dem ebenfalls Aktivität gemessen wird, ermöglichen es den Versuchstieren, sich ausreichend Bewegung zu verschaffen.

Als Futter stehen Sonnenblumenkerne, Erdnüsse, Haselnüsse, Weidenzweige und Hundekuchen ad lib. zur Verfügung. Sie sind einmal in einem Futterkasten oben an der Vorderseite des Käfigs, zum anderen in Glasschälchen auf dem Boden erreichbar. An dem Futterkasten hängt eine ähnliche Wippe wie vor den Schlafkästen. Neben dem Festfutter erhalten die Siebenschläfer Äpfel und Birnen, die sie sehr gerne fressen. Solange ein Versuchstier überhaupt aktiv ist, wird in den weitaus meisten Fällen das Obst zuerst benagt. So läßt sich bei der täglichen Kontrolle sehr schnell

feststellen, welche Tiere aktiv sind und welche sich zum Winterschlaf zurückgezogen haben. Wasser steht ebenfalls in Glasschälchen ad lib. zur Verfügung.

Die Käfige sind in Klimakammern aufgestellt, deren Temperatur auf 12 ± 2° C einreguliert ist.

Einige Siebenschläfer, die nicht zu Versuchen gebraucht werden, leben seit meheren Jahren während der Sommermonate in einer Freilandvoliere. Diese enthält eine Anzahl Schlafkästen, die in etwa 1,60 m Höhe an den Wänden befestigt und durch wagerechte Äste mit dem zentral gelegenen Futterplatz, der sich auf gleicher Höhe befindet, verbunden sind. So brauchen die Tiere zum Fressen nicht den Boden zu betreten. Der Untergrund der Voliere ist, an den tiefsten Stellen bis zu 60 cm, mit lockerer Erde angefüllt. Darin vergraben sich Siebenschläfer regelmäßig zum Winterschlaf. Im Jahre 1973 geschah dies in der Zeit vom 21. 9. bis zum 11. 10., im darauffolgenden Jahr zwischen dem 25. 8. und 5. 9., wobei ein Tier allerdings im Schlafkasten überwinterte und noch bis zum 5. 11. aktiv blieb. Im Jahre 1975 waren Mitte September fast alle Siebenschläfer im Erdboden verschwunden. Da in den Wintern 1970/71 und 1972/73 viele von ihnen aus ungeklärten Gründen den Winterschlaf draußen nicht überlebten, ging ich ab 1973 dazu über, sie etwa vier Wochen nach Eintritt der Winterruhe auszugraben und künstlich zu überwintern. Wenn beim Ausgraben oder beim Transport einzelne Tiere erwachten, schliefen sie stets innerhalb weniger Tage wieder ein, so daß keine nennenswerte Störung entstand. Überhaupt bewährte sich die Form der Überwinterung gut, da es bisher nur einen Todesfall gegeben hat.

B. REGISTRIER - UND AUSWERTUNGSVERFAHREN

Es stellt sich das Problem, die Dauer und zeitliche Lage der lokomotorischen Aktivität der Versuchstiere möglichst genau zu registrieren und in einer Form aufzuzeichnen, die als Gundlage für die Auswertung der Versuchsergebnisse dienen kann. Die im folgenden beschriebene Methode hat sich als brauchbar erwiesen:

Zunächst wird jede Bewegung der Wippen vor den Schlupf- und Futterkästen über ein Hebelsystem und elektrische Kontakte einem Zeitmarkenschreiber (Esterline - Angus) zugeführt. Weitere Ortsbewegungen werden am Laufrad gemessen, an dessen Rückseite ein starker Magnet befestigt ist. Er schließt bei jeder Umdrehung einmal einen außen am Käfig angebrachten Schutzgaskontakt, der ebenfalls mit dem Zeitmarkenschreiber in Verbindung steht. (Mechanische Kontakte haben sich hier nicht bewährt, da sie zuviele Geräusche verursachen.) Demnach sind an jedem Versuchskäfig vier Meßstellen vorhanden, wobei jeder einzelnen eine Spur auf dem Schreiber zugeordnet ist. So läßt sich bei einem möglichen Ausfall eines Kontaktes oder einer Schreibfeder das Gros der Aktivität weiter über die drei restlichen Kanäle registrieren.

Die schnelle Bewegung der Tiere, vor allen Dingen im Laufrad, macht es unmöglich, die Ausschläge hier einzeln zu zählen. Sie folgen oft in so kurzen Abständen, daß sie sich auf dem Registrierpapier nicht voneinander trennen lassen. Deshalb wende ich folgendes Auswertungsverfahren an: Das Papier ist mit Inches und 1/10 Inches skaliert und wird im Schreiber mit einer Geschwindigkeit von 3 Inches pro Stunde fortbewegt. So entspricht ein Inch 20 Minuten und 1/10 Inch 2 Minuten. Ausgezählt werden jetzt die 2 - Minuten - Abstände pro Stunde, in denen das Versuchstier einen der vorhandenen Kontakte geschlossen hat. Eine Aktivitätseinheit (AE) ist somit definiert als mindestens ein Ausschlag innerhalb von 2 Minuten.

Die gesamte Registrieranordnung kann nicht jede Ortsbewegung erfassen. Wie aber aus Beobachtungen der Versuchstiere hervorgeht, die bei Selbstwählversuchen möglich

sind, läuft kein Siebenschläfer lange Zeit im Käfig herum, ohne immer wieder Kontakte auszulösen. Zudem wird ja jede registrierte Bewegung mit mindestens zwei Minuten bewertet, auch wenn sie in Wirklichkeit von kürzerer Dauer ist. Diese beiden geringfügigen Ungenauigkeiten dürften sich in etwa aufheben, weil die erste die Meßwerte erniedrigt, die zweite sie aber erhöht. So erhalte ich zwar kein quantitatives Aktivitätsbild im strengen Sinne, auf jeden Fall aber Größen, die der tatsächlichen geleisteten Bewegung proportional sind. Außerdem läßt sich, was schließlich für die Fragestellung entscheidend ist, ein sehr eindeutiges zeitliches Muster zwischen Aktivität und Ruhe erkennen.

Die ermittelten Zahlenwerte werden zunächst in eine "Rohtabelle" eingetragen. Davon wird pro Tier und Monat jeweils eine angelegt. Sie enthält auf der Abszisse die Stunden des Tages und auf der Ordinate die Tage des Monats. So läßt sich die zeitliche Lage und Anzahl der Aktivitätseinheiten (AE) in die entsprechenden Felder einsetzen. Die Summe der Aktivität pro Tag wird am rechten Tabellenrand eingetragen.

Diese Rohtabelle stellt die Basis für alle weiteren Auswertungsarbeiten dar. Sie liefert die Daten für graphische Darstellungen der Tages- und Jahresaktivitätsverteilung (Abb. 2 und 8), weil sie angibt, zu welchen Tageszeiten das Tier aktiv oder unaktiv ist, und zu welcher Jahreszeit es seinen Winterschlaf hält.

Aus den Tagessummen kann ich außerdem die relativen "Durchschnittsaktivitäten" für die Zeiträume von jeweils 14 Tagen errechnen, so daß für jeden Monat zwei Werte vorliegen. Wenn ich dabei auf ganze Zahlen abrunde, entsteht keine nennenswerte Ungenauigkeit, da fast alle ermittelten Größen zwei- und dreistellig sind. Trägt man diese Durchschnittswerte gegen die Zeit auf, so entsteht die "Jahresaktivitätskurve". Diese ist hauptsächlich bei den Kaspar - Hauser - Tieren im Selbstwählversuch, den Wechsellicht- und Freilandexperimenten von Bedeutung (Abb. 2, 3, 4 a - d, 17 a - d). Hier fielen nämlich nicht alle Tiere in den Winterschlaf, aber bei manchen deuten starke Schwankungen in der

Aktivität doch auf einen Jahresrhythmus hin.

Bei den Tieren im Selbstwählversuch, die, wie unten noch näher ausgeführt wird, circadiane Rhythmik zeigen, gilt es, die Länge ihres subjektiven Tages, zu ermitteln. Hierbei werden mit Hilfe der "Autokovarianzfunktionsanalyse" Durchschnittswerte aus Zeiträumen von ebenfalls 14 Tagen gebildet. Die dazu notwendigen Rechenschritte führe ich an der Rechenanlage Univac 1108 der Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung, Göttingen aus. Das verwendete Programm trägt die Bezeichnung BMD 02T und ist der Sammlung Biomedical Comp. Prog. (BMD, DIXON 1973) entnommen.+

Bei diesem Rechenverfahren wird der Wechsel von Aktivitäts- und Ruhephase beim Tier als eine periodische Schwingung aufgefaßt. Die pro Stunde gemessenen Aktivitätswerte werden dem Programm als diskrete (voneinander getrennte) Funktionswerte dieser Schwingung eingegeben. Da es ja keine negative Aktivität geben kann, wird vom Programm zunächst der Mittelwert gebildet und als neuer Nullpunkt definiert. Die Zeitreihe wird nun schrittweise gegen sich selbst verschoben. Bei jedem Schritt werden diejenigen Werte, die auf Grund der Verschiebung übereinanderfallen, miteinander multipliziert, über die gesamte Zeitreihe aufsummiert, und durch die Anzahl der Summanden geteilt. Diese Anzahl nimmt bei zunehmender Verschiebung zwangsläufig ab, weil das Intervall, in dem jeweils zwei Werte übereinander liegen, jedesmal geringer wird. Die Autokovarianzfunktion errechnet sich dann bei der Verschiebung der Zeitreihe um p Einheiten nach der Formel:

$$A(p) = \frac{1}{n-p} \sum_{q=1}^{n-p} x_q \, x_{q+p}$$

Der Wert A wird nach dieser Formel für jede einzelne Verschiebung, also für p=0, 1, 2, ... m, neu berechnet.

+ Mein besonderer Dank gilt Herrn Dipl. Phys. K. KUHNKE, Göttingen, für die Beschaffung des Programms und die Einführung in die notwendigen Rechenvorgänge.

Dabei bedeuten:

n = Anzahl der Meßwerte der Zeitreihe,

p = Zahl der Zeiteinheiten, um die die Reihe schrittweise gegen sich selbst verschoben worden ist,

q = laufende Nummer der Meßwerte,

x_q = Meßwert der Nummer q bezogen auf den neuen Nullpunkt,

x_{q+p} = Meßwert der Nummer q bei Verschiebung um p.

Die Anzahl der Meßwerte n beträgt 14 x 24 = 336, da die Daten einer Meßreihe aus 14 objektiven Tagen mit je 24 stündlichen Meßwerten gewonnen werden. Für p als maximale Verschiebung werden Werte bis zu 60 Stunden eingesetzt. Auf jeden Fall muß p nämlich größer sein, als die zu erwartende subjektive Tageslänge.

Die so berechnete Autokovarianz nimmt negative Werte an, wenn durch die Verschiebung überwiegend Maxima mit Minima zusammenfallen, dagegen positive, wenn Maxima auf Maxima und Minima auf Minima zu liegen kommen. Es ergibt sich jetzt eine Autokovarianzfunktion in Abhängigkeit von der Verschiebungszahl p. Sie hat ihr größtes Maximum bei der Verschiebung p = 0. Ein weiteres erreicht sie nach einer Verschiebung, die gleich der durchschnittlichen Periode der Schwingung ist. Die Lage dieses Maximums der Autokovarianzfunktion gibt also die durchschnittliche Länge des subjektiven Tages im gemessenen Zeitraum an.

Scharf ausgeprägte circadiane Rhythmen mit konstanten subjektiven Tageslängen ergeben ein deutliches Maximum. Wenn ein solches in der Autokovarianz nicht zu erkennen ist, nehme ich regellose Aktivität an.

Da die Meßwerte aus der Rohtabelle immer für die volle Stunde ermittelt werden, kann auch die Verschiebungsschrittweite vom Programm nicht kleiner als eine Stunde gewählt werden. Bei regelmäßiger Aktivitätsrhythmik kann so die subjektive Periodenlänge auf eine Stunde genau bestimmt werden. Bei weniger regelmäßiger Aktivität ist das Maximum der Autokovarianzfunktion nicht unmittelbar zu sehen, sondern muß aus den vorliegenden Funktionswerten als gewichteter Mittelwert errechnet werden.

Subjektive Tageslängen, die unter diesen Umständen berechnet worden sind, können allerdings Abweichungen von mehr als einer Stunde unterliegen.

III. ERGEBNISSE

A. VERHALTENSBEOBACHTUNGEN

Zum besseren Verständnis der quantitativen Ergebnisse, die später abgehandelt werden sollen, möchte ich zunächst einige Verhaltensweisen der Siebenschläfer, hauptsächlich solche aus dem Funktionskreis "Winterschlaf" beschreiben. Diese habe ich weniger durch Registriermethoden, als vielmehr durch Beobachtung gewonnen.

Der Aufbau der Versuchskäfige scheint den Bedürfnissen der Tiere im wesentlichen zu entsprechen. Sie alle haben sich kurze Zeit nach dem Fang gut eingewöhnt und in der Mehrzahl der Fälle ihre lokomotorische Aktivität voll entfaltet. Zwar sind sie nicht handzahm geworden, lassen sich aber durch Fütterung und Reinigungsarbeiten im Käfig kaum noch stören. Tiere, die sich zufällig im Laufrad befinden, wenn ich die Käfigtür öffne, laufen dort in der Regel weiter. Von den wenigen Tieren, die sich an die Haltungsbedingungen offensichtlich nicht recht anpassen konnten, soll bei der Besprechung der einzelnen Versuchsreihen berichtet werden (Kap. III B und D1).

Um Störungen, gerade kurz vor dem Winterschlaf zu vermeiden, habe ich die Tiere nie längere Zeit beobachtet. Bei den Wechsellicht- und Freilandtieren, die nur im Dunkeln aktiv waren, konnte ich ohnehin nicht direkt sehen, sondern nur am folgenden Tag aus bestimmten Spuren erschließen, was geschehen war. Dennoch gelang es mir, auch aufgrund der langen Versuchszeit, die typischen Verhaltensweisen eines Siebenschläfers, der kurz vor der Winterruhe steht, festzustellen.

Die Aktivität des Tieres beginnt oft schon mehrere Wochen vor Beginn des eigentlichen Winterschlafes, deutlich abzufallen (Abb. 15). Sie kann dabei regellos werden, oder auch bis zuletzt dem vorgegebenen oder selbstgeschaffenen Rhythmus folgen. Dabei stellt das Tier oft gleichzeitig seine Ernährungsweise um und frißt jetzt hauptsächlich die ölhaltigen Erdnüsse und Sonnenblumenkerne. Das Obst, sonst stets bevorzugt, wird nicht mehr in dem Maße wie früher benagt.

Außerdem fängt jetzt die Suche nach einem geeigneten Winterquartier an. Zwar vergräbt sich ein Siebenschläfer im Freiland häufig in der Erde, in Gefangenschaft kann man ihn aber ohne weiteres dazu bringen, in dem Schlupfkasten, in welchem er seinen täglichen Ruheschlaf hält, auch zu überwintern. Dies hat die Mehrzahl meiner Versuchstiere getan. Trotzdem versuchten einige zunächst, sich einzugraben. So grub Tier 19 schon ab Ende Oktober 1974 bis zum Beginn des Winterschlafs Ende Februar 1975 beinahe täglich in der Bodenstreu. Tier VIII durchwühlte etwa 14 Tage vor Beginn der Ruhephase den Futterkasten, und Tier 16 versuchte zeitweilig, unter dem Laufrad ein Versteck zu finden. Früher oder später wird aber doch einer der beiden Schlafkästen, meist der untere als endgültiges Winterquartier gewählt. Nur Tier 12 räumte sich eine Hälfte des Futterkastens aus und verbrachte dort einen Teil seines ersten Winterschlafs, mehrfach zwischen Futterkasten und Schlafkasten wechselnd. Während der Vorversuche hat ein Tier sogar ganz auf ein Versteck verzichtet und mitten im Käfig, bei voller Beleuchtung, zusammengerollt geschlafen (FISCHER unveröffentlicht).

Ist das Quartier gefunden, so wird seine Umgebung immer seltener verlassen. Aktivitäten lassen sich von jetzt ab nur noch auf der Wippe vor dem Schlupfkasten feststellen. Manchmal bleibt sie, bevor der Winterschlaf endgültig einsetzt, schon an einzelnen Tagen ganz aus. Als letzte sichtbare Verhaltensweise vor Beginn der Lethargie, beobachte ich manchmal das Verstopfen der Schlupfkastenöffnung mit Heu. Wann die Winterruhe tatsächlich eintritt, ist nicht mit letzter Genauigkeit festzustellen. Nach EISENTRAUT (1956 a) sollen, wenn das Tier die Schlafstellung eingenommen hat, dazu noch 12 Stunden nötig sein.

Kein Siebenschläfer überwintert ohne Unterbrechung. Bisher konnte ich bei jedem, wenn auch manchmal sehr selten, kurze zwischenzeitliche Aktivitäten beobachten. Dabei verläßt das Tier oft den Schlafkasten, trinkt etwas Wasser und benagt auch den Apfel, den ich auch während der Winterschlafzeit ständig anbiete. Hierbei braucht es sich nicht um ein Artefakt zu handeln, da Siebenschläfer auch unter

natürlichen Bedingungen gelegentlich ihr Winterquartier für kurze Zeit verlassen (KÖNIG 1960).

Durch dieses Verhalten gewinne ich eine zusätzliche Kontrollmöglichkeit für Zwischenaktivitäten, bei denen oft nur einzelne Ausschläge auf dem Registriergerät zu finden sind. Auch diese können ganz ausbleiben, wenn z.B. eingebrachtes Heu die Wippe vor dem Schlafkasten blockiert. In solchen Fällen läßt sich das vorübergehende Erwachen nur durch Freßspuren, Bodenstreuteilchen im Trinkwasser oder Kotfunde belegen. Verläßt das Tier seinen Kasten nicht, ist überhaupt keine Registriermöglichkeit vorhanden. Deshalb wird der Winterschlaf möglicherweise öfter unterbrochen, als das in den betreffenden Abbildungen dargestellt ist.

Die Befunde von PENGELLEY u. KELLY (1961), wonach Zwischenaktivitäten bei der nordamerikanischen Zieselart (Citellus lateralis) zu Anfang und Ende des Winterschlafs häufiger auftreten sollen, als in der Mitte, kann ich für den Siebenschläfer nicht bestätigen. Zwar kommen sie manchmal zu Anfang häufiger vor (Tier I und IV, Abb. 10 a und b), dagegen kann in der Endphase eine lange Zeit anscheinend ununterbrochener Ruhe eintreten, so z.B. bei Tier VIII ca. 3 Monate und bei Tier 14 im Jahre 1974 fast 5 Monate (Abb. 4 d und 15 c). Überhaupt lassen sich hier Gesetzmäßigkeiten über Zwischenaktivitäten kaum aufstellen, weil deren Häufigkeit von der Schlaftiefe abhängt und daher stark variieren kann. Selbst zwei aufeinanderfolgende Schlafperioden desselben Tieres können ein völlig verschiedenes Bild ergeben. Ein Beispiel dafür liefert wiederum Tier 14. Bei seinem ersten Winterschlaf, der 10 Monate dauerte, stellte ich nur 8 Unterbrechungen fest, beim zweiten, der 7 Monate anhielt, dagegen 35.

Das Erwachen aus der Winterruhe stellt in mancher Hinsicht ein spiegelbildliches Verhalten zum Einschlafen dar: Das Tier verläßt sein Versteck erst für kurze, dann für längere Zeit. Die Aktivität kann so steil ansteigen, wie sie vorher abgefallen ist (Abb. 17 d, Tier 23 KH). Auch der Tagesrhythmus baut sich erst nach und nach wieder auf. Frisch erwachte Siebenschläfer haben schließlich in den ersten Wochen einen erhöhten Nahrungsbedarf und fressen große Mengen Obst.

B. KONTROLL - VERSUCHE IM FREILAND (Serie F)

Im Frühjahr 1974 kamen zwei Registrierkäfige, die keine Lampen besaßen, in eine Freilandvoliere, die mit durchsichtigem Welleternit überdacht war. Am 23. 4. begannen die Versuche mit den Tieren 26 und 27.

Beide Siebenschläfer hatten im vorigen Sommer in einer anderen Voliere gelebt und sich dort im Herbst in die Erde vergraben. Ich grub sie im Oktober/November 1973 aus und ließ sie in einer Thermokammer bei 5° C und Dauerdunkel in Behältern mit feuchtem Torfmoos ihren Winterschlaf fortsetzen. Als ich sie von dort in die Schlupfkästen der Käfige einsetzte, schliefen sie noch. Tier 27 erwachte einen Tag nach Versuchsbeginn, Tier 26 erst Anfang Juni.

Das Aktivitätsmuster der Freilandtiere ist stark vom natürlichen Tagesrhythmus abhängig. Bei Einbruch der Dunkelheit fangen sie an, sich in Bewegung zu setzen, so daß das Gros der Bewegungsphase in die Nachtzeit fällt. Da aber die Länge der Nacht bedeutenden jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt, zeigt sich die Aktivitätszeit, pro Tag ähnlich stark variabel.

Der Siebenschläfer Nr. 26 gehörte anscheinend zu den wenigen Tieren, die sich nicht an die Haltungsbedingungen gewöhnen konnten. Er versuchte ständig, aus dem Käfig zu entkommen, nagte an den Wänden und grub in der Bodenstreu. Da ich diese Form der Bewegung nicht erfassen konnte, enthält seine Jahresaktivitätskurve kaum Aussagekraft (Abb. 2). Sie steigt höchstens bis auf durchschnittlich 70 AE pro Tag an; während die tatsächliche Aktivität wesentlich höher gewesen sein dürfte.

Um so deutlicher verläuft die Kurve von Tier 27 (Abb. 2). Nach einer kurzen Anlaufphase in den ersten Tagen nach dem Erwachen, erreicht sie Mitte April 120 AE, was 4 Stunden entspricht. Da vom Frühjahr an die Nächte kürzer werden, fällt sie bis zur Sommersonnenwende auf 75 AE (2 1/2 Stunden) und steigt dann erneut, erst steil, dann flacher an, bis Ende September der höchste Wert von 265 AE (knapp 9 Stunden) erreicht ist. Das Maximum zeigt sich hier also später als in den vergleichbaren Versuchen von KÖNIG (1960),

dessen Tiere im Juli und August am stärksten aktiv waren. Danach setzt aber ein starker Abfall ein, obwohl die Nächte jetzt immer länger werden. Ab Mitte November beginnt die Kurve, auch bei Tier 26, unregelmäßig zu schwanken. Zwar blieb die Aktivität im Winter gering, ein Winterschlaf fand aber bei keinem der beiden Tiere statt. Er wurde nur durch einige wenige Ruhetage, an denen ich keine Ortsbewegungen feststellen konnte, angedeutet.

Aus diesem Grund wiederholte ich die Versuchsreihe ab Mitte Mai 1975 mit den beiden neuen Tieren Nr. 28 und 29. Der Kurvenverlauf von Tier 28 ähnelt dem von Tier 27 (Abb. 3). Der absteigende Ast im Juni ist allerdings schwächer ausgebildet. Dagegen liegt der Gipfelpunkt von 250 AE ebenfalls im September; anschließend sinkt die Aktivität auch hier ab. In der dritten Novemberwoche begann der Winterschlaf.

Tier 29 erwachte im Versuchskäfig erst Mitte Juni, verschlief also fast das ganze Frühjahr. Daher steigt seine Aktivitätskurve bis Ende Juli ständig an (Abb. 3). In der ersten August- und zweiten Septemberhälfte zeigt sie, anscheinend unabhängig von der Tageslänge, zwei Einbrüche. Der höchste Wert von 191 AE wird in der ersten Septemberhälfte erreicht. Ende Oktober, also drei Wochen früher als beim vorigen Tier, trat der Winterschlaf ein.

Ende November, als beide Tiere schon einige Zeit schliefen, kamen sie wieder in künstliche Winterquartiere (5° C, DD, in feuchten Torfmoos).

C. VORVERSUCHE UNTER LABORBEDINGUNGEN

Im Jahre 1969 begann FISCHER die ersten Rhythmikversuche mit Schlafmäusen im Göttinger Institut. Es galt damals zunächst, Erfahrungen über Haltung und Pflege zu sammeln, die Verhaltensweise der Tiere zu beobachten und die Registrierkäfige auszuprobieren. Da noch unklar war, welche Schlafmausart sich am besten eignen würde, verwendete er neben Siebenschläfern auch Gartenschläfer (Eliomys quercinus). Diese zeigten aber unter den Versuchsbedingungen so wenig lokomotorische Aktivität, daß eine Auswertung der Registrierstreifen nicht aussagekräftig genug erschien. Deshalb fielen sie sehr bald als Versuchstiere aus.

Im Rahmen einer Staatsexamensarbeit registrierte MAHLERT von September 1970 bis Juli 1971 die Aktivität von fünf Siebenschläfern im LD 12:12. (FISCHER und MAHLERT 1972). Klare Ergebnisse ließen sich dabei vorerst nicht erzielen. Nur ein Tier verfiel in einen Winterschlaf von etwa einem Vierteljahr. Ein weiteres Tier aber, das in der Freilandvoliere im Herbst 1969 in den Winterschlaf gegangen war, wurde im Dezember ausgegraben und setzte seinen Schlaf im LD 12:12 bis Mai 1970 fort.

MAHLERT hielt auch seit August 1971 die ersten vier Siebenschläfer im Dauerlicht - Selbstwählversuch bei 45 Lux (im folgenden Serie C genannt). Bei der Abfassung seiner Arbeit waren davon bereits zwei zum ersten Male in den Winterschlaf gegangen (Tier I und IV). Weiter setzte er im März 1972 eine neue Wechsellichtreihe im LD 8:16 an (Serie B), konnte sie aber aus Mangel an Registriergeräten nicht mehr auswerten. Schließlich begann er noch eine zweite Versuchsreihe im LD 12:12 (Serie A). Alle diese Experimente lieferten aber zunächst nur unbefriedigende Hinweise auf die Steuermechanismen des Winterschlafs.

Als MAHLERT im Juni 1972 Göttingen verließ, übernahm ich seine noch unausgewerteten Registrierrollen und einige Rohtabellen. Die begonnenen Versuchsreihen führte ich noch etwa ein Jahr lang fort. Dann brach ich sie nach und nach fast vollständig ab und begann, mit neu eingefangenen

Siebenschläfern, die durch arabische Zahlen gekennzeichnet sind, eigene Versuche aufzubauen. Nur die Tiere Nr. I und IV, (Serie C) verblieben im Versuch.

Im Frühjahr 1975 wurden die wichtigsten Teile von MAHLERTs Arbeit und einige meiner bis dahin vorliegenden Ergebnisse veröffentlicht (FISCHER, BUTSCHKE und MAHLERT 1975; BUTSCHKE 1975). In dieser Arbeit sind alle Befunde bis Ende 1975 behandelt.

D. WECHSELLICHT - VERSUCHE

1. Serie A: LD 12 : 12 (12 ± 2° C), Wildfänge

Diese Serie bestand aus vier Siebenschläfern (V - VIII). Sie lebten in den eingangs erwähnten Käfigen bei einer Dunkelphase von 18 bis 6 Uhr. Während des Tages herrschte im Käfigraum unter der Plexiglasabdeckung eine Lichtintensität von 710 Lux. Die Tiere wurden zu unterschiedlichen Jahreszeiten eingesetzt und verhielten sich so verschieden, daß über jedes einzeln berichtet werden muß. Die Tabelle soll zunächst Auskunft über Versuchsdauer und die wichtigsten Ergebnisse zum Winterschlafverhalten geben.

Tabelle I
Übersicht der Versuchsserie A

Tier	Versuchsbeginn	Versuchsende	Bemerkungen
V	12. 4. 72	27. 6. 73	Aus dem Winterschlafquartier ausgegraben; kein zweiter Winterschlaf
VI	22. 3. 72	2. 7. 73	kein Winterschlaf
VII	5. 8. 71	2. 7. 73	kurzer Winterschlaf 17. 6. - 17. 7. 72 (1 Monat)
VIII	15. 3. 72	9. 11. 73	Normallanger Winterschlaf, 30. 1. - 16. 8. 73 (6 1/2 Monate)

Im April 1972 sollte der im vorigen Kapitel beschriebene Versuch mit einem ausgegrabenen, winterschlafenden Tier wiederholt werden. Dazu wurde der Siebenschläfer Nr. V aus der Freilandvoliere, in der er seinen Winterschlaf hielt, ausgegraben und in den Registrierkäfig überführt.

Er erwachte aber sofort und blieb, mit Ausnahme von einigen wenigen Tagen, die sich auf die Monate April, Mai, Juli und August verteilen, bis zum Versuchsende aktiv (Abb. 4 a). Anscheinend gelang es ihm nicht, sich an die Versuchsbedingungen anzupassen. War seine Aktivität im ersten Versuchsmonat mit Werten um 70 AE im Tagesdurchschnitt schon weit geringer als bei allen anderen Tieren dieser Serie, so fiel sie später noch weiter ab. Zwischen Juli 1972 und Juni 1973 lag sie nur zwischen 14 und 39 AE, wobei die Aktivitätskurve nahezu waagerecht verläuft. Außerdem war dieses Tier auffallend ungenau mit dem vorgegebenen Rhythmus synchronisiert. Etwa ein Drittel seiner gesamten Aktivität fiel in die Hellphase.

Wesentlich besser an den LD - Wechsel angepaßt zeigten sich dagegen die drei anderen Siebenschläfer. Meist verließen sie kurz nach dem Ausschalten des Lichtes ihre Schlupfkästen und hielten sich während der Dunkelphase überwiegend im Käfig auf, wobei sie sich die meiste Zeit im Laufrad bewegten. Je nach ihrer Aktivitätsstärke begaben sie sich schon in den ersten Stunden nach Mitternacht oder erst gegen Morgen zur Ruhe. Auf jeden Fall endete die Bewegungsphase bevor sich das Licht einschaltete. So blieb die Aktivität tagsüber vernachlässigbar. Diese Befunde stimmen im wesentlichen mit denen von FISCHER und MAHLERT (1972) überein. Ein Schema der Aktivitätsverteilung des Tieres VII im LD 12:12 zeigt Abb. 4.

Betrachtet man die Jahresaktivitätskurven (Abb. 4 a - d), so zeigen sich zwar starke Schwankungen, diese treten aber unregelmäßig auf und haben allem Anschein nach wenig Beziehung zur Jahreszeit. Wohl läßt sich bei Tier VI von Mai bis Oktober 1972 ein stetiger Abfall von ca. 290 AE bis zu 140 AE beobachten, ein Winterschlaf tritt jedoch nicht ein. Die Kurve hält sich vielmehr während der gesamten restlichen neunmonatigen Versuchszeit, zwischen 95 und 170 AE, also ungefähr auf dem einmal erreichten niedrigen Niveau. Ein Anstieg im Frühjahr, der unter natürlichen Bedingungen hätte stattfinden müssen, bleibt aus.

Noch stärker schwankt die Kurve bei Tier VII (Abb. 4 c). Hier wechseln Maxima und Minima ständig, beinahe monatlich,

wobei zwischen 2 Meßwerten öfters Sprünge von 100 AE und mehr liegen. Im Juni und Juli 1972 hielt dieser Siebenschläfer einen kurzen und oft unterbrochenen Winterschlaf. Bei dessen Beginn fiel die Aktivität innerhalb von vier Wochen von ca. 340 auf 15 AE ab, erreichte aber im September bereits wieder 235 AE.

Bei Tier VIII ging im Juli ein Meßwert verloren, da es vorübergehend aus dem Versuchskäfig entkam. Seine höchste Aktivität erreichte es im August 1972 mit 300 AE (Abb. 4 d). Von da an gab es einen zunächst langsamen, dann sehr steilen Abfall, bis schließlich Ende Januar 1973 der Winterschlaf begann. Tier VIII war der einzige Siebenschläfer der Wechsellichtversuche, der sich deutlich vom vorgegebenen Rhythmus lösen konnte und einen Winterschlaf von 6 1/2 Monaten hielt. Dabei trat eine Phasenverschiebung von etwa 3 bis 4 Monaten gegenüber dem Vorgang unter natürlichen Verhältnissen ein. Zwischenaktivitäten konnte ich nur in der ersten Hälfte registrieren. Nach dem Erwachen erreichte das Tier innerhalb vier Wochen mit 230 bis 255 AE wieder die Werte, die es schon in den letzten Monaten vor dem Winterschlaf gezeigt hatte. Eine Fortsetzung des Versuchs bis zu einem möglichen zweiten Winterschlaf wäre sicherlich aufschlußreich gewesen. Sie konnte aber nicht stattfinden, weil Ende 1973 jeder vorhandene Käfig für die Selbstwählversuche benötigt wurde.

2. Serie B: LD 8:16 (12 ± 2° C), Kaspar - Hauser - Tiere

Als FISCHER und MAHLERT im August 1971 neue Versuchstiere fingen, befand sich darunter zufällig ein trächtiges Weibchen, das aber zunächst unerkannt blieb. Es wurde sofort in einen Käfig im LD 12:12 gesetzt und brachte dort vier Junge zur Welt. Diese wurden allerdings erst nach Wochen entdeckt, als sie schon selbstständig waren. Am 17. 3. 1972 wurden drei von ihnen (Nr. IX KH bis XI KH) in einen LD 8:16 überführt. Die Dunkelphase lag dabei zwischen 18 und 10 Uhr. Beleuchtungsstärke und Temperatur wurden gegenüber der Serie A nicht verändert. Das Muttertier kam mit dem vierten Jungen in die Freilandvoliere.

Da die Tiere IX KH bis XI KH im Gegensatz zu den Wildfängen der Serie A vor Versuchsbeginn nie unter natürlichen Temperatur- und Tageslichtbedingungen gelebt hatten, kann man sie als Kaspar - Hauser - Tiere bezeichnen.

Aus Mangel an Registriergeräten konnte ich erst am 3. 8. 1972 mit der Aktivitätsmessung beginnen. Tier X KH zeigte aber seit dem 10. 7. bereits keine Spuren von Aktivität mehr. Ich nahm an, es sei in den Winterschlaf gefallen, was sich auch zu bestätigen schien, als ich am 8. und 15. 8. geringe Zwischenaktivitäten verzeichnen konnte. Das Tier starb jedoch zu einem unbekannten Zeitpunkt aus ungeklärten Gründen.

Die Tiere IX KH und XI KH zeigten wiederum deutlich synchronisierte Aktivität. Sie fiel hauptsächlich in die ersten sechs Stunden der Dunkelphase, also in die Zeit vor Mitternacht (Abb. 6). Trotz der um die Hälfte verlängerten Dunkelzeit, war die tägliche aktive Phase beider Tiere nicht länger, eher kürzer als in der Serie A. Bei Tier IX KH maß ich Durchschnittswerte von 150 bis 255 AE, bei Tier XI KH nur solche zwischen 105 und 150 AE. Hier war also außer den absoluten Zahlen auch die Schwankungsbreite erheblich geringer als beim vorigen Tier. Die Jahreskurven der Serie B sind auf Abbildung 7 dargestellt.

Auch diese Versuchsreihe mußte nach einer Registrierzeit von elf Monaten, wegen der begrenzten Anzahl von Käfigen, zugunsten der Selbstwählexperimente abgebrochen werden.

E. DAUERLICHT - SELBSTWÄHLVERSUCHE

1. Serie C: 45 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge

Da FISCHER und MAHLERT schon im Laufe des Jahres 1971 immer deutlicher erkannten, daß Wechsellichtexperimente allein nicht zu klaren Ergebnissen führen würden, begannen sie im August mit vier frisch gefangenen Siebenschläfern (Nr. I - IV), die ersten Dauerlicht - Selbstwählversuche. Hierbei ist das Käfiginnere ständig beleuchtet, in die Schlupfkästen gelangt aber nach wie vor kein Licht. Die Tiere können jetzt, und das ist entscheidend, jederzeit völlig frei wählen, ob sie sich im dunkeln oder hellen Bereich des Käfigs aufhalten wollen. Den größten Teil ihrer Aktivität müssen sie allerdings im Käfiginneren abreagieren, weil die Schlafkästen ihnen dazu nicht genügend Bewegungsfreiheit bieten. Eine Dressur, wie bei HEPPNER und FARNER (1971) findet hier nicht statt.

Da noch unbekannt war, welche Beleuchtungsstärke für Siebenschläfer, die ja Nachttiere sind, am günstigsten sein würde, bekamen sie 45 Lux, gemessen an der Käfigdecke. Diese Intensität erwies sich im Laufe der Zeit als zu hoch. Die Tiere blieben nie sehr lange im Käfiginnern, benutzten das Laufrad nur wenig und zogen sich immer wieder in die Schlafkästen zurück. So zersplitterte ihre tägliche Aktivitätszeit schon während der ersten Versuchsmonate immer mehr in eine große Anzahl kleiner Schübe von kaum mehr als 10 AE und oft lagen stundenlange Pausen dazwischen. Daher blieb ihre Aktivitätsmenge weit unter dem Niveau der Rhythmustiere. Der Siebenschläfer Nr. IV konnte beispielsweise im Jahre 1972 durchschnittlich höchstens 70 AE pro Tag erreichen (Abb. 8).

Trotzdem ließ sich bei allen Tieren der Serie, wenigstens zeitweilig, ein deutlich ausgeprägter circadianer Rhythmus beobachten. Dabei wich ihr subjektiver Tag oft beträchtlich vom objektiven ab und war stets länger (Abb. 9).

Am erfolgreichsten verliefen bislang die Versuche mit den Siebenschläfern Nr. I und IV. Beide sind in fünf bzw. vier aufeinander folgenden Jahren jedesmal in den Winterschlaf gefallen. Versuchsbeginn, Aktivitäts- und Winter-

ruhephasen dieser Tiere zeigt die Abbildung 10 a und b.

Bei Tier I begann Mitte September 1971, etwa zehn Tage vor Anfang des ersten Winterschlafs, die circadiane Rhythmik zu zerfallen (Abb. 10 a). Die Aktivität wurde nun anscheinend regellos, d.h. sie verteilte sich, in noch kleineren Schüben als vorher, so über den ganzen Tag, daß sich, auch nicht mit Hilfe der Autokovarianzfunktion, irgendeine Gesetzmäßigkeit feststellen ließ. In der dritten Septemberwoche fiel das Tier dann in den Winterschlaf, der bis in die dritte Juliwoche des folgenden Jahres andauerte. Nach dem Erwachen war etwa 24 Tage lang nur regellose Aktivität erkennbar. Dann aber manifestierte sich erneut die Spontanfrequenz, die nun über zwei Monate beibehalten wurde, und etwa vier Wochen vor Beginn der nächsten Ruheperiode abermals zerfiel. Dieser zweite Winterschlaf setzte wieder in der dritten Septemberwoche ein und dauerte bis Ende Juni. Der dritte lag zwischen Anfang Oktober und Ende Mai, der vierte zwischen der ersten Augustwoche und Anfang Mai. Der fünfte begann bereits Mitte Juni und dauerte Ende 1975 noch an.

Vom dritten Versuchsjahr an wurde der subjektive Jahreszyklus, wenn man das Ende des Winterschlafs als Fixpunkt nimmt, deutlich kürzer als 12 Monate. Während der Siebenschläfer von 1973 bis 1975 jedes Jahr um etwa drei Wochen früher erwachte, begann die nächste Ruhephase im Jahre 1974 um 40 Tage, 1975 sogar um 64 Tage früher als im jeweiligen Vorjahr. Auf diese Weise verkürzte sich auch die Aktivitätszeit von Jahr zu Jahr immer mehr. Die circadiane Periodik wurde dagegen nach und nach undeutlicher (Abb. 10 a). Während sie in den ersten zwei Jahren noch klar zutage trat und auch 1973, in der dritten Aktivitätsphase, sich gegen Ende noch einmal kurzfristig aufbaute, waren in den beiden folgenden Jahren nur noch regellose Muster zu erkennen. In den ersten drei Jahren erreichte die Länge des subjektiven Tages einen Gesamtdurchschnitt von 30 Stunden, bei einer Streuung von 27 bis 35 Stunden.

Tier IV verhielt sich im Prinzip ähnlich (Abb. 10 b). Seine circadiane Rhythmik war jedoch stärker ausgeprägt. Sie trat bisher in vier Aktivitätsperioden auf, benötigte

zwar nach jedem Winterschlaf 1 bis 3 Wochen, um sich wieder aufzubauen, blieb danach aber den größten Teil der aktiven Phase und vor allem bis unmittelbar zum Beginn der nächsten Winterruhe bestehen. Der subjektive Tag schwankte zwischen 26 und 37 Stunden. Mittelt man alle für jeweils 14 Tage errechneten Durchschnittswerte nochmals, so ergibt sich für die ganze Versuchsdauer ein Gesamtdurchschnitt von 30 Stunden.

Das subjektive Jahr war allerdings in den ersten beiden Perioden um fast einen Monat länger als das objektive. Der erste Winterschlaf dauerte nämlich von Anfang Oktober bis Ende Juli und der zweite von Ende Oktober bis Ende August. Die dritte Ruheperiode, von Mitte November bis Ende August, war dagegen um einen Monat kürzer als die beiden vorigen. Da sich auch die folgende Aktivitätsphase etwas verkürzte, verschob sich der vierte Winterschlaf wieder nach vorn. Er begann jetzt bereits Anfang November, so daß das subjektive Jahr nunmehr knapp unter 12 Monate fiel. Der vierte Winterschlaf ist wegen seiner Länge besonders erwähnenswert. Er dauerte, wenn auch mit zahlreichen, oft mehrtägigen Unterbrechungen, länger als ein volles Jahr und endete erst Mitte November 1975. Danach trat bis Ende Dezember keine circadiane Rhythmik mehr auf.

Die Siebenschläfer Nr. II und III zeigten die circadianen und circannualen Erscheinungen nicht so deutlich (Abb. 11). Bei Tier II zerfiel die freilaufende Tagesperiodik bereits drei Wochen nach dem Versuchsbeginn. Im Gegensatz zu früheren Vermutungen (FISCHER, BUTSCHKE und MAHLERT 1975), blieb die Aktivität allerdings nicht die ganze folgende Versuchszeit über regellos. Von Dezember 1971 bis Mai 1972 und von Oktober bis November 1972 trat wieder ein circadianer Rhytmus auf. Er war aber so schwach ausgebildet, daß er sich nur, mit Hilfe der Autokovarianzfunktionsanalyse erkennen ließ, die ich erst nach der Veröffentlichung durchführen konnte (Abb. 11). In der ersten dieser beiden Phasen nahm die subjektive Tageslänge sehr hohe Werte an, die zwischen 41 und 50 Stunden, also in der Größenordnung eines "48 - Stunden - Tages" lagen.

Ein eindeutiger Winterschlaf trat bei Tier II nicht ein.

Die Ruheperiode im September 1972 war nur sehr kurz und wurde sehr oft unterbrochen. So muß ungeklärt bleiben, ob es in dieser Zeit tatsächlich geschlafen hat. Das Tier starb am 24. XII. 1972.

Tier III begann Ende Juli 1972 mit dem Winterschlaf, der allerdings nur bis Anfang September andauerte. Möglicherweise hat ein Ausfall der Kühlanlage, der zu einem plötzlichen starken Ansteigen der Temperatur im Versuchsraum führte, das frühzeitige Erwachen bewirkt. Immerhin liegt auch bei diesem Tier eine deutliche, etwa zehnmonatige Phasenverschiebung im Vergleich zu natürlichen Verhältnissen vor. Ein zweites Mal ging es nicht zur Winterruhe und starb am 15. VI. 1973, nachdem es schon seit dem 7. VI. den Schlafkasten nicht mehr verlassen hatte (Abb. 11). Circadiane Periodik konnte ich bei diesem Tier nur in den ersten drei Versuchswochen, später nur noch einmal, Ende September 1972 feststellen.

Bei Tier 16, das im August 1973 als Ersatz für Tier III in den Versuch kam, war ebenfalls kaum freilaufende Tagesrhythmik zu beobachten. Es fiel von Ende September 1973 bis Mitte Januar 1974 in einen sehr unruhigen Winterschlaf mit vielen Zwischenaktivitäten, wobei die längste vom 6. bis zum 22. XI. dauerte (Abb. 11). Danach folgte eine fast ausschließlich regellose Phase von über einem Jahr. Anfang Februar 1975 setzte der zweite Winterschlaf ein, der in der dritten Novemberwoche 1975 endete. Diesmal traten nur sehr wenige Unterbrechungen ein, die letzte Mitte Oktober.

2. Serie D: 10 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge

Da es in der vorigen Serie gelungen war, Siebenschläfer im Dauerlicht - Selbstwählversuch in den Winterschlaf zu bringen, andererseits aber auch Verluste eingetreten waren, für die die hohe Lichtintensität als Gund in Frage kam, entschied ich mich im Sommer 1973, in künftigen Experimenten, niedrigere Beleuchtungsstärken zu verwenden. Im September des Jahres kamen die Tiere 17 bis 19, drei frische Wildfänge in die Versuchskäfige, erhielten aber nur eine Beleuchtungsstärke von 10 Lux (Käfigdecke). Während Tier 17 beim Fang schon mehrere Jahre alt war, handelte es sich bei den Siebenschläfern 18 und 19 um noch nicht ganz ausgewachsene Jungtiere.

Die Tagesaktivität bleibt in diesem wesentlich schwächeren Licht größer und verteilte sich nicht so stark in einzelne Schübe wie in der Serie C. Wie aus Abbildung 12 ersichtlich, erreichte Tier 18 im September 1974 durchschnittlich 150 AE pro Tag. Diese Aktivitätsmenge ist etwa doppelt so hoch, wie die größte von Tier IV bei 45 Lux und erreicht fast die mancher Tiere im LD - Wechsel.

Inzwischen haben alle drei Siebenschläfer schon zwei subjektive Jahresperioden ganz oder fast vollständig durchlaufen (Abb. 13). Tier 17 begann Ende Oktober 1973, sechs Wochen nach Versuchsanfang mit dem ersten Winterschlaf. Er dauerte bis Mitte April 1974, verlief allerdings in der ersten Hälfte sehr unruhig. Der zweite fand von Anfang Oktober 1974 bis Mitte Mai 1975 statt und war damit etwa zwei Monate länger als im Vorjahr. Circadiane Rhythmik trat nach dem ersten Winterschlaf noch deutlicher als in der ersten Aktivitätsperiode 1973 in Erscheinung und dauerte diesmal ¾ 1/2 Monate. Acht Wochen vor der zweiten Winterruhe zerfiel der Rhythmus jedoch und stellte sich auch in der dritten Aktivitätsphase nicht mehr ein. Die durchschnittliche subjektive Tagesperiode beträgt 33 Stunden, bei Schwankungen zwischen 25,5 und 46. Die höchsten Werte traten dabei kurz nach dem Erwachen auf, als sich der freilaufende Rhythmus anscheinend noch im Aufbau befand. Tier 18 und 19 verhielten sich in dieser Beziehung ähnlich (Abb. 13).

Überhaupt konnte ich im Verhalten dieser zwei Siebenschläfer bis zum Herbst 1975 kaum Unterschiede feststellen. Beide zeigten in der kurzen Zeit bis zum ersten Winterschlaf, der Anfang Oktober, bzw. Ende September, also schon rund drei Wochen nach Versuchsbeginn eintrat, keine circadiane Rhythmik mehr. Sie schliefen sehr fest, so daß sich kaum Zwischenaktivitäten verzeichnen ließen. Tier 18 erwachte Anfang Juni, Tier 19 Ende Juni 1974. In der nun folgenden langen Aktivitätsphase von jeweils fast acht Monaten, bildete sich bei beiden eine deutliche circadiane Periodik aus. Bei Tier 18 waren nur die ersten vier Wochen nach dem Erwachen und die letzten zwei vor dem nächsten Winterschlaf regellos, während ich bei Tier 19 nahezu gar keine regellose Aktivitätsverteilung sah. Die höchsten Periodenlängen von 50 bzw. 38,5 Stunden traten wieder zu Anfang der Wachphase auf. Fast alle später ermittelten Werte lagen zwischen 26 und 28 Stunden, so daß sich schließlich ein Gesamtdurchschnitt von 29 Stunden für jedes Tier ergab.

Den zweiten Winterschlaf hielt Tier 18 im Jahre 1975 von der dritten Januarwoche bis Anfang September. Danach blieb die Aktivität bis zu Beginn des dritten Winterschlafs Anfang Dezember regellos. Tier 19 begann ihn erst Ende Februar und ist bis Ende 1975 noch nicht wieder erwacht. Wenn beide Siebenschläfer sich auch im Hinblick auf die Tagesperiodik zeitweilig sehr glichen, so verschoben sich doch Anfang und Ende ihrer Winterschlafphasen von Mal zu Mal stärker gegeneinander.

3. Serie E: 0,5 Lux LL/0 Lux DD (12 ± 2° C), Wildfänge

Um den Einfluß der Lichtintensität noch besser untersuchen zu können, nahm ich im Juli 1973 die frischen Wildfänge Nr. 12 bis 14 in den Versuch. Sie erhielten nur ganz schwaches Licht von etwa 0,5 Lux (Käfigdecke). Trotz dieser erneuten Senkung der Beleuchtungsstärke ließ sich die Aktivität der Versuchstiere gegenüber den vorigen Serien nicht weiter steigern. Im Jahre 1974 lag sie, wie aus Abbildung 14 hervorgeht, bei Tier 13 mit maximal 56 AE etwa in der gleichen Größenordnung wie 1972 bei Tier IV (Serie C, 45 Lux), bei Tier 12 mit maximal nur 18 AE sogar noch erheblich darunter. Nur Tier 14 war zeitweilig stärker aktiv und erreichte seinen höchsten Aktivitätsgrad in der zweiten Augusthälfte 1973 mit 113 AE.

Die jahresrhythmischen Vorgänge der Tiere 12 und 13 wiesen zunächst einige Ähnlichkeiten auf, entwickelten sich aber später immer mehr auseinander (Abb. 15 a und b). Beide Siebenschläfer begannen ihre erste Winterruhe Anfang September 1973, nach sechs bzw. sieben Wochen Versuchszeit, während der circadiane Aktivitätsverteilung vorgeherrscht hatte. Sie erwachten Mitte bzw. Anfang Januar 1974, also noch fast zur gleichen Zeit. Vier bzw. drei Wochen später baute sich wieder die circadiane Rhythmik auf.

Danach aber waren nicht mehr viele Gemeinsamkeiten zu sehen. Die freilaufende Tagesperiodik hielt bei Tier 12, in der ohnehin nicht sehr langen Wachphase von 1974, nur etwa einen Monat an. Schon in der dritten Märzwoche löste sie sich wieder auf. Von Anfang April 1974 bis Mitte Januar 1975 fand der zweite Winterschlaf statt, der fast zehn Monate dauerte und damit etwa doppelt so lang war wie der erste. Nach einer noch kürzeren Wachphase von knapp zwei Monaten, in der wiederum circadiane Periodik vorherrschte, begann Mitte März der dritte Winterschlaf, der Ende November 1975 noch anhielt. Der Gesamtdurchschnitt aller Sportanfrequenzen der circadianen Rhythmik beträgt bei diesem Tier 33 Stunden.

Tier 13 hielt seinen zweiten Winterschlaf von Anfang

Mai bis Mitte Juli 1974, also nur 2 1/2 Monate lang (Abb. 15 b). War seine Tagesrhythmik vorher fast immer circadian gewesen (Gesamtdurchschnitt 26 Stunden), so zerfiel sie nach dem Erwachen völlig und baute sich auch später fast nie mehr neu auf. Der dritte Winterschlaf dauerte von Ende Oktober bis Ende Dezember 1974, war also wiederum etwas kürzer als der vorige. Eine vierte Ruhephase deutete das Tier von März bis Mai 1975 durch einige einzelne Tage ohne lokomotorische Aktivität nur noch schwach an. Als es sich aber Anfang September 1975 erneut zur Ruhe begab, trat wieder eine längere Schlafperiode ein, die bis in den November anhielt.

Von Anfang an anders verhielt sich Tier 14 (Abb. 15 c). Es zeigte vom Versuchsbeginn bis Anfang Februar 1974 eine lange Phase sehr deutlicher rhythmischer Aktivität. Allerdings wich seine subjektive Periodenlänge, auch während der beiden späteren Wachphasen, so wenig vom 24 - Stunden - Tag ab, daß der Gesamtdurchschnitt 24,5 Stunden ergab. Nach einem langen Winterschlaf von zehn Monaten folgte eine extrem kurze Wachperiode von nur vier Wochen, in deren Mitte aber dennoch circadiane Periodik auftrat. Die zweite Winterruhe verbrachte das Tier von Ende Dezember 1974 bis Mitte Juli 1975. Sie wurde wesentlich häufiger unterbrochen als die erste. Die nun folgende Wachphase, in der wiederum circadiane Rhythmik überwog, dauerte immerhin zwei Monate, nämlich bis Mitte September. Zur Zeit (Ende Dezember 1975) befindet es sich im dritten Winterschlaf unter Versuchsbedingungen.

4. Serie G: Kaspar - Hauser - Tiere bei verschiedenen Beleuchtungsstärken (12 ± 2° C)

Im Sommer 1973 hatten schon mehrere Siebenschläfer deutlich ausgeprägte circannuale Rhythmen gezeigt. Eine der nächsten Fragen, die sich jetzt ergaben, lautete: Sind diese Rhythmen angeboren, oder manifestieren sie sich erst im Laufe des Lebens durch äußere Umwelteinflüsse?

Als es im August des Jahres gelang, ein Muttertier mit sechs Jungen zu fangen, die nach den Beschreibungen von LILLY KÖNIG (1960) und VIETINGHOFF - RIESCH (1960) drei bis sechs Tage alt gewesen sein mußten, war es möglich, einen Versuch zur Lösung dieses Problems anzusetzen. Denn wenn diese Tiere auch nicht unter Versuchsbedingungen zur Welt gekommen waren, so konnte ein Tagesrhythmus bei ihnen doch nur kurzfristig durch die Verhaltensweisen ihrer Mutter induziert worden sein. Eine Änderung der Photoperiode aber, und das war wichtig, hatten sie noch nicht erlebt. So konnte ich sie als "jahresperiodische Kaspar - Hauser - Tiere" bezeichnen.

Ich setzte die Jungtiere und ihre Mutter im Geburtsnistkasten in einen Käfig mit 45 Lux Beleuchtungsstärke und ließ sie dort unter Selbstwählbedingungen heranwachsen. Ende Oktober 1973, als sie ihre volle Größe erreicht hatten, begann ich, sie auf frei gewordene Einzelkäfige zu verteilen. Bis das letzte Tier untergebracht werden konnte, dauerte es noch bis Anfang Januar 1974. Zwei von ihnen, die Tiere 20 KH und 23 KH erhielten 0,5 Lux, zwei weitere, die Tiere 21 KH und 22 KH je 10 Lux. Nachdem ich das Muttertier und ein weiteres Junges in der Klimakammer künstlich in den Winterschlaf gebracht hatte, konnte ein Kaspar - Hauser - Tier in seinem bisherigen Käfig verbleiben (Tier 24 KH). In der Haltungsweise bestehen gegenüber den Wildfängen keine Unterschiede. Beide Gruppen leben in denselben Versuchsräumen.

Tier 24 KH verhielt sich in mancher Hinsicht ähnlich, wie die Wildfänge der 45 - Lux - Serie. Seine Aktivität war gering und erreichte nur Durchschnittswerte von höchstens 66 AE pro Tag (Abb. 16). Dies entsprach fast genau

dem Maximalwert von Tier IV, der bei 70 AE lag. Die Aktivität verteilte sich ebenfalls in kleine Schübe. Dennoch konnte mit Hilfe der Autokovarianzfunktionsanalyse circadiane Rhythmik nachgewiesen werden. Die Spontanfrequenz lag zwischen 26 und 28,5 Stunden, bei einem Gesamtdurchschnitt von 27 Stunden. Der subjektive Tag war also auch hier deutlich länger als der objektive.

Wenn auch die lokomotorische Aktivität im Januar und von Juni bis August 1974 jeweils einige Tage ganz ausfiel und von April bis Juli unter 20 AE pro Tag lag, so ließ sich doch kein eindeutiger Winterschlaf feststellen. Aussagen zur Jahresperiodik sind auch deshalb kaum möglich, weil das Tier Ende Dezember 1974, nach einer Versuchszeit von etwa nur einem Jahr starb.

Bei den vier anderen Kaspar - Hauser - Tieren bildete die Aktivität wiederum einen deutlichen abgegrenzten, einheitlichen Block, ähnlich wie bei den Rhythmustieren der Serie A und lag auch wesentlich höher. Die Tiere 21 bis 23 KH erreichten maximal ca. 300 AE, Tier 26 KH sogar 400 AE im 14 - Tages - Durchschnitt. Dabei war die circadiane Rhythmik sehr deutlich ausgeprägt, und die Periodenlängen hielten sich über viele Monate hinweg ziemlich konstant (Abb. 17 a - d). Bei den Tiere 21 und 22 KH aus dem 10 - Lux - Bereich lag der Durchschnitt mit je 25 Stunden um eine Stunde über dem objektiven Tag, bei den Tieren 20 und 23 KH (0,5 Lux) mit 23 bzw. 24 Stunden sogar etwas darunter oder fast gleich (Abb. 18 a und b). Bei Tier 23 KH war nämlich der Unterschied zwischen subjektivem und objektivem Tag, vor allem in den ersten acht Versuchsmonaten so gering, daß er nicht mehr vom Computer erfaßt werden konnte. Die Rohtabelle zeigt aber noch deutlich, wie sich die Bewegungsphase täglich um wenige Minuten nach vorn verschiebt. Gelegentlich kommt dies auch bei den anderen Tieren vor. In solchen Fällen ist die Periodenlänge in den Abbildungen mit $\leq$ 24 bzw. $\geq$ 24 bezeichnet.

Die Aktivitätshöhe blieb ebenfalls mindestensdas erste Versuchsjahr hindurch im wesentlichen unverändert. Nur bei Tier 22 KH wies die Jahreskurve im Januar, April, Juli und September 1974, am deutlichsten aber im Januar/Februar

1975, also regelmäßig alle drei bis vier Monate, tiefe Einbrüche auf, ohne daß es zunächst zum Winterschlaf kam. Nach einer Versuchszeit von 11 bis 17 Monaten ließ jedoch die Aktivität plötzlich innerhalb kurzer Zeit sehr stark nach, so daß die Jahreskurven in dieser Phase extrem stark abfallen. Meist folgte darauf ein mehr oder weniger deutlich ausgebildeter Winterschlaf.

Tier 21 KH ist zwar schon seit Mai 1975 mit Durchschnittswerten zwischen 9 und 30 AE pro Tag nur noch sehr schwach aktiv, hat sich aber bisher nur kurzfristig von Mitte November bis Mitte Dezember zur Ruhe begeben (Abb. 17 b).

Tier 22 KH hielt seinen ersten Winterschlaf von Mitte April bis Mitte Juli 1975 und begann seinen zweiten Ende September nach einer 2 1/2 monatigen Phase geringer und meist unregelmäßiger Aktivität. Es dauerte Ende 1975 noch an (Abb. 17 c).

Die Jahreskurve von Tier 20 KH zeigte im Juni/Juli 1975, also erst nach 1 1/2 Versuchsjahren, den ersten deutlichen Abfall. Danach stieg sie noch einmal vorübergehend an, fiel dann von August an erneut und sehr geradlinig ab, bis Mitte Oktober endgültig der Winterschlaf eintrat (Abb. 17 a).

Bei Tier 23 KH begann schließlich Anfang Dezember 1974 die erste Ruhephase, welche, allerdings von zahlreichen Zwischenaktivitäten unterbrochen, bis Mitte Februar 1975 andauerte. Von Februar bis März schnellt die Aktivitätskurve steil hoch, und fällt bis Mai fast ebenso steil wieder bis auf den Nullpunkt ab. Jetzt hielt das Tier seine zweite Ruhephase, diesmal ein deutlicher Winterschlaf, bei dem die Zwischenaktivitäten ab August seltener wurden. Die Winterruhe dauerte bei Abfassung des Manuskripts bereits ein halbes Jahr und ist die bisher längste bei den Kaspar - Hauser - Tieren (Abb. 17 d).

IV. DISKUSSION

A. ENDOGENE JAHRESRHYTHMIK IM TIERREICH

Schon seit längerer Zeit bestreiten verschiedene Autoren eine rein exogene Steuerung des Winterschlafs bei Warmblütern. Nach EISENTRAUT (1956 a) kann er nur durch ein kompliziertes Zusammenspiel exogener und endogener Faktoren ausgelöst, beibehalten und beendet werden. Exogen wirken dabei Licht- und Temperaturverhältnisse, Jahreszeitliche Änderungen im Nahrungsangebot und die räumliche Isolation im Winterquartier, endogen dagegen Fettreserven, Hormonhaushalt und nervöse Vorgänge.

Speziell für den Siebenschläfer konnte KÖNIG (1960) den Einfluß der Tageslänge auf den Winterschlaf nachweisen. Er verkürzte seinen Versuchstieren von Anfang Juni bis Ende August die Dauer der Hellphase von 18 auf 6 Stunden. Dabei begann die Gewichtszunahme, die vor der Überwinterung eintritt, wesentlich früher als bei Kontrolltieren unter natürlichen Lichtverhältnissen. Die Lethargie setzte bereits im Juli und August ein, obwohl die Tiere bei 22° C lebten. KÖNIG spricht zwar auch von einer "inneren Winterschlafbereitschaft", diese wird jedoch nach seiner Auffassung über endokrine Umstellungen durch exogene Zeitgeber ausgelöst.

Zur gleichen Zeit forderte aber VIETINGHOFF - RIESCH (1960) in seiner Siebenschläfer - Monographie eine endogene Steuerkomponente für den Jahresrhythmus. Ein Teil der von ihm im Freiland beobachteten Tiere begann den Winterschlaf zu einem so frühen oder so späten Zeitpunkt (Anfang August bzw. Mitte November) und bei so unterschiedlichen Temperaturverhältnissen (5 - 20° C), daß ihm eine rein exogene Steuerung unzureichend erschien.

Einer kanadischen Forschergruppe gelangen dann die ersten eindeutigen Nachweise einer endogenen Steuerung des Winterschlafverhaltens bei Säugern (PENGELLEY und ASMUNDSON 1969, 1970, 1971; PENGELLEY und FISHER 1957, 1961, 1963; PENGELLEY und KELLY 1966). Sie brachten verschiedene nordamerikanische Erdhörnchenarten der Gattung Citellus, auch bei der hohen Temperatur von 20° C und bei konstantem

LD 12:12 in den Winterschlaf. Beginn und Ende der Ruhephase verschoben sich dabei innerhalb von zwei Jahren teilweise beträchtlich gegenüber dem synchronisierten natürlichen Zustand. Diese Ergebnisse veranlaßten PENGELLEY und KELLY (1966) zu der Prägung des Begriffs "circannian rhythm" und lieferten nach ASCHOFF (1955) den hinreichenden Beweis für eine endogene Steuerung. Wie EISENTRAUT (1956 a), so hielten auch PENGELLEY und KELLY die Fettspeicherung zu Ende der Aktivitätsphase für endogen bedingt, ja sie sahen darin den Ausdruck eines tiefer liegenden endogenen Rhythmus ("reflection of a deeper endogenous rhythm"), der, zumindest bei obligatorischen Winterschläfern, seinerseits den Schlafrhythmus mit steuert.

Auch HELLER und POULSON (1970) arbeiteten mit nordamerikanischen Erd- und Streifenhörnchenarten (Citellus und Eutamias) im LD 12:12 und bei konstanten Temperaturen. In ihren Versuchen, die über zwei bis drei Jahre liefen, fanden sie ebenfalls circannuale Rhythmen im Körpergewicht und Winterschlaf, weiterhin aber auch im Fortpflanzungsverhalten und der täglichen Wasseraufnahme. Dabei konnte der Winterschlaf wiederum zu unterschiedlichen Zeiten eintreten, die Fortpflanzungsperiode war dagegen stärker auf das Frühjahr fixiert. Den Autoren gelang es außerdem, Kaspar - Hauser - Tiere der Erdhörnchenart Citellus lateralis (Citellus = Spermophilus), die im LD 12:12 lebten, bereits im ersten Versuchsjahr in den Winterschlaf zu bringen. Wesentliche Unterschiede gegenüber Wildfängen traten dabei nicht auf. So folgerten HELLER und POULSON, daß der Jahresrhythmus endogen und genetisch fixiert sei, einen äußeren Anstoß nicht benötige und photoperiodische Vorgänge nur auf seine Phasenlage einwirken könnten.

Auch bei Zugvögeln wurde eine endogen gesteuerte Jahresperiodik mehrfach nachgewiesen. Hier erlangten die Untersuchungen von GWINNER (1967, 1968) an Zilpzalp und Fitislaubsänger, von BERTHOLD et. al. (1972 a und b) an verschiedenen Grasmückenarten, von MERKEL (1963) bei der Dorngrasmücke und von SCHWAB (1971) beim Star Bedeutung. BERTHOLD fand deutliche freilaufende Rhythmen beim Gonadenwachstum, der Gewichtszunahme, der Mauser und der Zugunruhe, die zu-

dem noch unabhängig voneinander schwingen können. Mit fortschreitender Versuchsdauer verschob sich nämlich die zeitliche Reihenfolge der einzelnen Vorgänge immer stärker gegeneinander, bis diese zum Teil gleichzeitig und im extremen Fall sogar umgekehrt wie unter natürlichen Verhältnissen abliefen. Ob vergleichbare Erbebnisse beim Siebenschläfer zu erzielen sind, ist noch ungewiß. Die Teilvorgänge seines Jahreszyklus erscheinen mir stärker voneinander abhängig. Eine ausreichende Fettreserve ist nämlich für den Winterschlaf eine unerläßliche Bedingung, da das Tier sonst kaum Überlebenschancen hat, während Grasmücken im Labor eine Phasenverschiebung von Gewichtszunahme und Mauser ohne größeren Schaden überstanden. Außerdem schließt der Winterschlaf den gleichzeitigen Ablauf vieler anderer Vorgänge aus.

Unterstützt wurden die experimentellen Beweise bie Zugvögeln durch Hinweise aus der Feldforschung. MARSHALL und SERVENTY (1959) forderten einen endogenen Fortpflanzungszyklus für den Sturmtaucher Puffinus tenuirostris. Dieser Vogel brütet in großen Kolonien an der Südostküste Australiens. Nach der Fortpflanzungszeit durchstreift er innerhalb von fünf Monaten in einer großen Schleife den Pazifik bis zu den Alëuten und kommt fast auf den Tag genau im darauffolgenden Jahr zu den Brutplätzen zurück. Da er bei seinem Zug in rascher Folge den verschiedensten Photoperioden ausgesetzt ist, erscheint eine Steuerung durch diese Umweltvariable schwierig vorstellbar. Beide Autoren hielten in Australien auch eine Anzahl der Vögel in Käfigen unter natürlichen Lichtverhältnissen und im LD 12:12. Eine dritte Gruppe lebte unter einer Photoperiode, die gegenüber dem Jahresrhythmus, den die Tiere auf ihrem Flug angetroffen hätten, um die Hälfte verkürzt war. In allen Versuchen zeigten sich Mauser, Fortpflanzungszeit und Gewichtszunahme ähnlich wie unter natürlichen Bedingungen, nur traten geringfügige Phasenverschiebungen auf.

Mit zwei völlig verschiedenen Methoden konnte GOSS (1969 a und b) eine endogene Steuerung der Geweihbildung beim Sikahirsch (Cervus nippon) nachweisen. Es gelang ihm, durch Verdoppelung, Verdreifachung usw. der Frequenz im Jahres-

gang der Photoperiode die Bildung von zwei bis vier Geweihen im objektiven Jahr zu induzieren. Erst als er die Frequenz auf sechs erhöhte, war der Mitnahmebereich überschritten. Jetzt machte sich der endogene Rhythmus vom exogenen frei, und die Hirsche bildeten wieder nur ein Geweih pro Jahr aus. Auch unter konstanten LD - Bedingungen wie 8:16, 16:8 und im LL wuchsen den Hirschen in einem freilaufenden Rhythmus über zwei Jahresgänge hinweg Geweihe. Im LD 12:12 kam es jedoch kaum zur Geweihbildung. Während der vierjährigen Versuchszeit wuchs bei den meisten Tieren nur einmal und zwar überwiegend im ersten Jahr ein Geweih und später keines mehr. Möglicherweise wirkte bei ihnen noch der natürliche Lichtrhythmus nach. Ähnliche Befunde erhielt SCHWAB (1971) beim Gonodenzyklus des Stars (Sturnus vulgaris). Auch hier ließ sich im LD 12:12 nur in der ersten Versuchsspanne Hodenentwicklung aufzeigen; unter geringfügigen vom LD 12:12 abweichenden Photoperioden konnte sich dagegen der circannuale Rhythmus manifestieren.

Da die Versuche mit Siebenschläfern im gleichen LD - Wechsel ähnlich erfolglos verliefen, bleibt noch zu klären, ob nicht ein tägliches Ungleichgewicht zwischen Hell- und Dunkelphase, und sei es sehr gering, bei manchen Tierarten eine Bedingung für den Ablauf ihrer Jahresrhythmik ist (permissive conditions).

Auch bei Reptilien liegen inzwischen erste Hinweise für endogene Steuerungsmechanismen im Überwinterungszyklus vor. FISCHER und BLIEFERNICHT (1974) hielten männliche Mauereidechsen (Lacerta muralis brüggemanni) zu verschiedenen Jahreszeiten in Temperatur- und Lichtorgeln. Ihre Versuchstiere blieben im Oktober wesentlich längere Zeit als im Juli im fast völlig verdunkelten Teil der Arena. Einige zogen sich sogar spontan mehrere Wochen lang ganz in den dunklen Bereich der Lichtorgel zurück, obwohl die Temperatur ständig bei 27 $\pm$ 1° C lag. Anscheinend wird das Überwinterungsverhalten bei Reptilien wesentlich weniger von Außentemperaturen und stärker von innerer Notwendigkeit ausgelöst, als dies bisher allgemein angenommen wurde. Prinzipiell scheint gar kein Unterschied zwischen den Winterschlafverhaltensweisen des Siebenschläfers und der

Mauereidechse zu bestehen, so daß die scharfe Trennung der Begriffe "Winterschlaf" (beim Säuger) und "Winterstarre" (beim poikilothermen Tier), die EISENTRAUT (1956 a) vollzogen hat, möglicherweise aufgehoben werden muß. Diese Frage kann aber erst dann entgültig beantwortet werden, wenn mehr vergleichbare Untersuchungen über Reptilien und Amphibien vorliegen.

Fast gänzlich unerforscht sind zur Zeit noch endogene Jahresrhythmen bei Wirbellosen. Immerhin fanden JEGLA und POULSON (1970) beim Krebs Orconectes pellucidus, der in Höhlen lebt, in denen kaum jahreszeitliche Milieuveränderungen auftreten, einen freilaufenden circannualen Rhythmus der Häutung und Gonadengröße.

Noch aufschlußreicher sind die Untersuchungen von BROCK (1974 a - c) am marinen Polypen Campanularia flexuosa. Hier zeigten sich im Wachstum der Stöcke und in der Vermehrungsrate der Hydranthen circannuale Perioden, die unter Laborbedingungen auch bei verschiedenen Wassertemperaturen aufrecht erhalten wurden. Ferner unterlag die jeweilige Lebensdauer des einzelnen Hydranthen circannualen Schwankungen. Dabei kam es nie zu sozialer Synchronisation zwischen frischgefangenen Populationen und solchen, die schon drei Jahre unter Versuchsbedingungen lebten und sich daher in anderen Phasen befanden, wenn beide zusammen in ein Gefäß gebracht wurden.

Da endogene Steuermechanismen jahresperiodischer Vorgänge nunmehr einerseits bei Säugern und Vögeln, die auf der höchsten Entwicklungsstufe des Tierreichs stehen, andererseits auch bei Coelenteraten, den primitivsten Eumetazoen gefunden worden sind, ist eine weite Verbreitung dieses Phänomens, auch in den dazwischenliegenden Stämmen des Tierreichs denkbar.

B. PROBLEMATIK DER VERSUCHSMETHODEN

Für die Steuerung jahresperiodischer Prozesse im Tierreich sind theoretisch drei Grundmöglichkeiten denkbar:

1. Sie können rein umweltbedingt sein und ohne jede endogene Komponente ablaufen.
2. Es können nur einzelne Phasen des gesamten Zyklus zeitlich vorprogrammiert sein, der dann, einmal angestoßen, nach dem Sanduhrprinzip abläuft, jetzt möglicherweise unabhängig von der Umwelt.
3. Sie können rein endogen gesteuert und in allen Teilbereichen völlig unabhängig von der Umwelt sein.

Zwischen diesen drei Extremen sind nun Mischformen zu erwarten. Welche der drei Möglichkeiten am stärksten vertreten ist, muß der Experimentator für jede Tierart einzeln herauszufinden versuchen. Denn die Anpassung an jahresperiodische Schwankungen in Tageslänge, Temperatur, Luftfeuchte usw. in den jeweiligen Lebensräumen dürfte recht jungen Ursprungs sein, da fast alle Tierarten, die z.B. in unseren Breiten leben, erst in jüngster Zeit in diese Zonen vorgestoßen sind. Demnach mußte sich jede Tierart auf ihre Weise mit der Einpassung in den Jahresgang auseinandersetzen. Entsprechend variabel dürfte dann auch die Kombination zwischen endogener und exogener Steuerung jahresperiodischer Prozesse bei den verschiedenen Vertebratenarten sein. (IMMELMANN 1967)

Liegt ein endogener Rhythmus vor, so ist es nötig, diejenigen Bedingungen aus der Umwelt herauszugreifen, unter denen er sich zeigen kann. Zwei Wege sind dabei bisher erfolgreich beschritten worden: Entweder wird die Frequenz des Jahresganges erhöht, oder es werden den Tieren über lange Zeiträume hinweg konstante Hell - Dunkel - Zyklen vorgegeben.

Dieses zweite Verfahren hat sich bei meinen Untersuchungen am Siebenschläfer bis jetzt als unbrauchbar erwiesen. Zwar sind außer Tier VIII (Kap. III D1) auch einige Tiere der früheren Versuchsreihe im LD 12:12 in den Winterschlaf gegangen (FISCHER, BUTSCHKE und MAHLERT 1975), dieser war aber nur sehr kurz und trat unter erheblicher Phasenverschiebung gegenüber den natürlichen Verhältnissen auf. Solange

der Siebenschläfer im Hell - Dunkel - Wechsel lebt, scheint ihm dieser als Zeitgeber zu dienen, um seine Tagesrhythmik mit fast maschinenhafter Genauigkeit folgen kann (Abb. 5 und 6). Ändert sich die Lage der Dunkelphase im Laufe der Zeit, wie dies bei den Freilandversuchen geschah, so ist das Tier in der Lage, einen deutlichen Jahreszyklus zu entwickeln. Wird sie jedoch konstant gehalten, kann es monatelang auf einem bestimmten physiologischen Zustand "eingefroren" bleiben, den es unter natürlichen Bedingungen innerhalb weniger Wochen durchlaufen hätte.

So fanden die Siebenschläfer im LD 12:12 Beleuchtungszeiten vor, wie sie im Göttinger Raum etwa im September auftreten, wo die Freilandtiere in der Regel ihre stärkste Aktivität entwickeln, während ein LD 8:16 unter natürlichen Verhältnissen dort erst Ende November/Anfang Dezember vorkommt, wo ihre Aktivität schon sehr stark nachgelassen hatte. Auf diese Weise läßt sich eventuell die geringere Aktivität der Tiere aus der Versuchsserie B (LD 8:16) gegenüber derjenigen von Serie A (LD 12:12) erklären. In beiden Gruppen zeigten sich aber auch Schwankungen der Aktivitätsstärke, die mit jahresperiodischen Vorgängen nicht in Verbindung gebracht werden können. Anscheinend ist der Siebenschläfer nicht in der Lage, das ganze Jahr hindurch gleich stark aktiv zu sein. Da seine endogene Steuerkomponente zu schwach ist, um den vorgegebenen Rhythmus zu überspielen, tritt eine Konfliktsituation zwischen innerer Uhr und den Zeitgebern ein, die zu unregelmäßigen Veränderungen der Aktivität führen kann. Dabei kann der Jahresrhythmus sogar in mehrere kurzfristige Rhythmen zerfallen, wie dies bei Tier VII (Serie A, LD 12:12) geschehen ist (Abb. 4 c).

Vergleicht man die Ergebnisse meiner Wechsellichtversuche mit denen von KÖNIG (1960), so findet man einige Parallelen. Seine im konstanten Langtag (LD 16:8) bei Temperaturen zwischen 10 und 21° C lebenden Siebenschläfern hielten ihre lokomotorische Aktivität monatelang ungefähr auf dem gleichen, hohen Niveau. Auch hier verfiel kein Tier in einen echten Winterschlaf. Selbst das Körpergewicht, das sich normalerweise im Herbst gegenüber den Sommerwerten

verdoppelt, blieb unter diesen Umständen annähernd gleich, oder zeigte regellose Schwankungen.

Andererseits sind die Versuchstiere von HELLER und POULSON (1970) und PENGELLEY et al. (1957, 1961, 1963, 1966, 1969, 1970, 1971) fast alle im LD 12:12 in den Winterschlaf gefallen. Darin muß nicht unbedingt ein Widerspruch zu meinen Untersuchungsergebnissen liegen. Vielleicht hätten die Wechsellichtversuche, besonders die Serie B (LD 8:16), noch länger ausgedehnt werden müssen. Auch bei den Kaspar - Hauser - Tieren im Dauerlicht - Selbstwählversuch trat ja der Winterschlaf erst im zweiten Versuchsjahr ein. Wahrscheinlicher ist jedoch, daß Schlafmäuse einerseits und die Ziesel- und Erdhörnchenarten, mit denen die genannten Autoren gearbeitet haben, andererseits, verschiedene Steuermechanismen besitzen. Beide Tiergruppen sind nicht näher miteinander verwandt, da die erste zu den Muriden, die zweite zu den Sciuriden gehört. Außerdem sind die Schlafmäuse auf die alte Welt beschränkt, während es sich bei den betreffenden Sciuriden um nordamerikanische Arten handelt.

Da vorgegebene LD - Wechsel stark synchronisierend wirkten und die endogene Rhythmik nicht sichtbar werden ließen, blieb als eine dritte Versuchsmethode noch das Selbstwählexperiment übrig. HEPPNER und FARNER (1971) versuchen seit längerer Zeit diese Technik zur Klärung jahresperiodischer Vorgänge bei Vögeln (Weißkopfämmerlingen, Zonotrichia leucophrys gambelli) anzuwenden. Dabei dressieren sie ihre Versuchstiere, sich die Lichtreize selbst zu holen, indem sie eine kontaktgebende Sitzstange anfliegen. Weil es aber schwierig vorstellbar erscheint, daß ein Tier in der Lage ist, solch einen Lernprozeß mit jahresperiodischen Veränderungen zu assoziieren, erhielten die Siebenschläfer in diesen Untersuchungen völlige Freiheit der Wahl.

Diese Methode bewährte sich, denn wie aus den Abbildungen 10, 11, 13 und 15 hervorgeht, zeigten die Tiere unter diesen Bedingungen mit wenigen Ausnahmen einen deutlichen circannualen Rhythmus über mindestens zwei subjektive Jahresgänge hinweg. Bei den Siebenschläfern Nr. I

und IV (Serie C 45 Lux) sind es sogar mehr als vier. Damit lebten diese beiden Tiere länger unter Versuchsbedingungen, als dies in den meisten vergleichbaren Experimenten der Fall ist. Auch der circadiane Rhythmus tritt in der Mehrzahl der Fälle deutlich und über lange Zeiträume in Erscheinung. Wie später noch näher erläutert werden soll, reichen diese Ergebnisse aus, um nach ASCHOFF (1955) den Beweis einer endogenen Steuerung der Tages- und Jahresperiodik als erbracht anzusehen.

Auch die Behauptung, daß ein Laufrad im Versuchskäfig den Winterschlaf verzögere oder sogar ganz unmöglich mache (PENGELLEY und FISHER 1966; POHL 1968 a; HELLER und POULSON 1970), kann für meine Versuchstiere nicht bestätigt werden. Es soll jedoch erwähnt werden, daß sich Individuen derselben Art in verschieden konstruierten Käfigen bei sonst gleichen Umweltverhältnissen ungleich verhalten können. So fand POHL (1968 a und b) sowohl im Dauer- als auch im Wechsellicht unterschiedliche Reaktionen auf Temperaturänderungen bei Siebenschläfern im Schwing- bzw. Lauftrommelkäfig.

Im Selbstwählexperiment gelang es außerdem, die Mehrzahl der Kaspar - Hauser - Tiere, wenn auch mit starker Verspätung in den Winterschlaf zu bringen, was im LD 8:16 (Serie B) nicht möglich war. So eignet sich diese Versuchsmethode auch zum Nachweis, daß der endogene Jahresrhythmus beim Siebenschläfer angeboren ist und ohne einen einmaligen Anstoß durch äußere Faktoren ablaufen kann.

C. VERGLEICHENDE BESPRECHUNG DER SELBSTWÄHLVERSUCHE

1. Wildfänge (Serien C - E)

Wie bereits erwähnt, ist in allen drei Selbstwählversuchsserien mit Wildfängen der circadiane und circannuale Rhythmus deutlich hervorgetreten. Dennoch zeigten sich einige, teilweise beträchtliche Verhaltensunterschiede bei den einzelnen Tieren. Diese haben ihre Ursache wohl nicht so sehr in den verschiedenen Lichtintensitäten, sondern sind mehr durch individuelle Eigenheiten bedingt.

Am verschiedenartigsten sind die Ergebnisse der Serie C (45 Lux). Während hier die Tiere I und IV seit Versuchsbeginn regelmäßig jedes Jahr in den Winterschlaf gefallen sind und in den dazwischenliegenden aktiven Phasen mehrmals deutliche circadiane Periodik gezeigt haben (Abb. 10 a und b), ließen sich bei den Tieren II und III beide Erscheinungen entweder gar nicht oder nur vorübergehend beobachten (Abb. 11). Eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Extremen nahm Tier 16 ein (Abb. 11). Es zeigte immerhin zwei Winterschlafperioden, wenn auch die erste nur kurz war und die zweite mit großer Verzögerung eintrat.

Offenbar stellt hier die für ein nachtaktives Tier relativ helle Beleuchtung von 45 Lux einen starken Auslesefaktor dar. Da Dauerlicht desynchronisierend wirkt (BÜNNING 1963), dürften die Tiere, deren Rhythmen besonders stark ausgeprägt sind, in der Lage sein, sie bei solch hohen Lichtintensitäten noch lange aufrecht zu erhalten. Ist der Rhythmus zu schwach dazu, so wird die Aktivität regellos. Daraus kann sich bei längerer Dauer eine schwere physiologische Belastung für das Tier ergeben. Kommt es nicht zum Winterschlaf, so erhöht sich außerdem die Gefahr einer Lichtschädigung. Hier dürften die Gründe für den frühzeitigen Tod der Tiere II und III nach 17 bzw. 22 Versuchsmonaten liegen. Gegen die Annahme, die Tiere seien zu alt gewesen, spricht jedenfalls, daß auch das Jungtier 24 KH bei derselben Beleuchtungsstärke gestorben ist, während es andererseits in allen übrigen Versuchsreihen nur einen einzigen Todesfall gegeben hat

(Tier X KH, Serie B). Wenn aber bei den Siebenschläfern Nr. I und IV die Tagesrhythmik im vierten bzw. fünften Versuchsjahr schließlich doch zerfällt, könnte es sich dabei jetzt um Alterserscheinungen handeln.

Bemerkenswert ist weiterhin die Gleichmäßigkeit der Jahresperiodik bei den Tieren I und IV. So verschiebt sich der Zeitpunkt des Erwachens aus dem Winterschlaf bei Tier I in den Jahren 1973 bis 1975 jedesmal um 23 bis 24 Tage, also um fast genau den gleichen Betrag nach vorn, so daß man durch die entsprechenden Punkte der Abb. 10 a eine Gerade legen kann. Tier IV zeigt eine ähnliche Genauigkeit beim Beginn des Winterschlafs von 1971 bis 1973. Hier verschiebt sich der Zeitpunkt von Jahr zu Jahr um 22 bis 27 Tage nach hinten (Abb. 10 b).

Zusammenfassend gilt für die Serie C, daß sie zwar teilweise recht erfolgreich verlief, die Beleuchtungsstärke von 45 Lux aber doch nicht die optimalen Voraussetzungen schafft, unter denen sich die endogene Winterschlafbereitschaft beim Siebenschläfer zeigen kann.

Günstiger sind dagegen die Lichtbedingungen der Serien D und E (10 bzw. 0,5 Lux), aus denen keine Hinweise auf Lichtschädigung vorliegen. Hier haben alle Tiere freilaufende Tages- und Jahresperiodik gezeigt. Die gleichmäßigsten Verhaltensmuster erbrachte die Serie D (10 Lux). Wie bereits erwähnt, stimmen die Siebenschläfer Nr. 18 und 19 bis zum Beginn ihrer zweiten Winterruhe weitgehend in der Spontanfrequenz der Tagesperiodik und der Länge ihrer Aktivitäts- und Winterschlafphasen überein (Abb. 13). Bemerkenswert ist, daß ihre circadiane Rhythmik in der Aktivitätsperiode 1974/75 6 bis 8 Monate bestehen bleibt, also mehr als doppelt so lange als bei den Tieren I und IV. Bei Tier 18 klingt sie jedoch nach dem zweiten Winterschlaf völlig aus. Auch bei Tier 17 ist die freilaufende Tagesperiodik nur über zwei Jahresgänge hinweg erhalten geblieben und tritt im dritten nur noch ganz kurzfristig auf. Bei diesem Tier scheint außerdem die Winterschlafbereitschaft schwächer entwickelt zu sein als bei den zwei anderen. Seine beiden Schlafperioden sind die kürzesten dieser Serie, und die dritte Wachphase war schon

Ende 1975 fast zwei Monate länger als die zweite. Ob es einen dritten Winterschlaf beginnt, muß erst abgewartet werden.

Wiederum sehr heterogen sind die Ergebnisse der Serie E (0,5 Lux) ausgefallen (Abb. 15 a - c). Die Tiere kamen hierbei im Juli, also im Hochsommer in einen Versuchsraum mit einer Temperatur von $12^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C. Diese plötzliche starke Veränderung der Licht- und Temperaturverhältnisse hat möglicherweise bei den Tieren 12 und 13 den ersten Winterschlaf exogen ausgelöst. Er setzte Anfang September, also früher als unter natürlichen Bedingungen ein und war relativ kurz, da möglicherweise die Zeit zum Aufspeichern von genügend Fettreserven nicht mehr gereicht hatte. Nach dem Erwachen kam jedoch die endogene Steuerung zum Durchbruch und wirkte sich bei jedem Tier anders aus. Die Jahresrhythmen liefen von nun an immer stärker auseinander. Während Tier 12 später noch zwei lange Winterschlafperioden zeigte, verkürzte sich das subjektive Jahr von Tier 13 auf weniger als 6 Monate, so daß dieses von 1974 bis 1975 vier Ruhe- und fünf Aktivphasen durchlief. Bei Tier 14 konnte die Umweltveränderung zu Versuchsbeginn keinen Winterschlaf auslösen. Dieser trat erst 6 1/2 Monate später ein, was wiederum für eine endogene Steuerung spricht. Im weiteren Verlauf des Versuches wurde sein Jahresaktivitätsmuster dem von Tier 12 ähnlich. Beide zeigten seit 1974 lange Winterschlaf- und kurze Aktivitätsperioden.

Einen Vergleich der Tagesperiodenlängen zwischen den Gruppen C bis E zeigt Tabelle II. Hier sind für die Wildfänge der Selbstwählversuche die Gesamtdurchschnitte zusammengestellt, d.h. aus den für jeweils 14 Tage errechneten mittleren Periodenlängen sind zur Veranschaulichung von Tendenzen nochmals Durchschnitte gebildet worden, die für die gesamte Versuchszeit gelten, während der das Tier überhaupt eine circadiane Periodik zeigte (Vgl. Kap. III E1).

TABELLE II

Gesamtdurchschnitte der Tagesperiodenlängen der Serien C bis E (Wildfänge)

Serie	Beleuchtungs-stärke	Tier	Gesamtdurch-schnitt (Std.) mit Range		
			UR	$\bar{x}$	OR
C	45 Lux	I	27	30	35
		IV	26	30	37
D	10 Lux	17	25,5	33	46
		18	26	29	50
		19	26	29	38,5
E	0,5 Lux	12	29	33	42
		13	24	26	27
		14	24	24,5	26

Zeichenerklärung: UR = unterer Range
OR = oberer Range
$\bar{x}$ = Mittelwert

Anmerkung:
Bei der in dieser Tabelle angewandten Methode der Durchschnittsbildung können geringfügige Fehler auftreten, da die Mittelwerte aus den 14 - Tages - Bereichen und die Gesamtdurchschnitte nicht auf die gleiche Weise gewonnen worden sind. Auch der angegebene Range der Mittelwerte kann etwas kleiner als der Range der tagesperiodischen Spontanfrequenzen sein. Eine Mittelung aller einzelnen subjektiven Tageslängen der ganzen Versuchszeit ohne vorherige Unterteilung in kleinere Zeiträume wäre statistisch exakter gewesen. Sie ist aber beim Umfang des auszuwertenden Zahlenmaterials unmöglich, da das Computer-Programm nur eine begrenzte Anzahl von Werten verarbeiten kann.

Eine eindeutige Abhängigkeit zwischen Spontanfrequenzen und Beleuchtungsstärke besteht dabei offenbar nicht. Nach der von ASCHOFF (1959) aufgestellten Regel müßte sich bei einem nachtaktiven Tier der subjektive Tag verkürzen, wenn die Lichtintensität abnimmt. Dies ist aber nur teilweise der Fall. Wohl liegen die Gesamtdurchschnitte der Tiere I und IV (45 Lux) mit je 30 Stunden etwas höher als die von Tier 18 und 19 (10 Lux) mit je 29 Stunden, die ihrerseits wiederum Tier 13 und 14 (0,5 Lux) übertreffen, deren Werte 26 bzw. 24,5 Stunden betragen. Dagegen zeigen aber die Siebenschläfer Nr. 17 (10 Lux) und 12 (0,5 Lux) gerade in den niedrigeren Beleuchtungsstärken mit je 33 Stunden die höchsten überhaupt gemessenen Werte.

Im Gegensatz dazu fand POHL (1968 a) beim Siebenschläfer die ASCHOFF'sche Regel bestätigt. Seine Versuchstiere lebten bei 0,006 bzw. 0,1 Lux. Die Schwankungsbreite des subjektiven Tages lag zwischen 23 und 24 Stunden, bei Temperaturen von 10 bis 15° C.

Für diese unterschiedlichen Ergebnisse sind mehrere Gründe denkbar. POHL hat seine Versuchstiere ständig dem Licht ausgesetzt. Auch stammt die ASCHOFF'sche Regel aus einer Zeit, in der noch keine Selbstwählversuche durchgeführt wurden. Die Unterschiede können also durch die andersartigen Versuchsmethoden entstanden sein. Außerdem arbeitete POHL in einem wesentlich engerem und niedrigerem Bereich der Beleuchtungsstärke.

Weiter stellt die Länge der subjektiven Tage bei keinem Tier eine völlig konstante Größe dar. Vielfach finden sich die längsten Perioden kurz nach Beendigung des Winterschlafs, wenn sich die circadiane Periodik neu aufbaut. Besonders in der Serie D und bei Tier 12 (Serie E) erhöhen diese Anfangsmittelwerte die Gesamtdurchschnitte und den Range beträchtlich (Abb. 13 und 14).

Schon seit längerer Zeit sind Ausnahmen zur ASCHOFF'schen Regel bekannt geworden (BÜNNING 1963; CAIN und WILSON 1972; LANG 1973). Auch bei den tagesperiodischen Langzeitregistrierungen von HEPPNER und FARNER am Weißkopfämmerling (Zonotrichia leucophrys gambelli) zeigt sich deutlich, daß unter Selbstwählbedingungen die Spontanfrequenz bei ein und dem-

selben Individium keine Konstante ist.

Um die Gültigkeit der ASCHOFF'schen Regel für den Siebenschläfer endgültig zu klären, müßten seine Tagesperiodenlängen noch in einer Reihe weiterer, abgestufter Lichtintensitäten geprüft werden. Ferner wäre es nötig, für die einzelnen Versuchsserien mehr Individuen als bisher zu verwenden, damit die Ergebnisse statistisch abgesichert werden können. Besonders genau müßte der Bereich zwischen 10 und 0,5 Lux untersucht werden, da offensichlich auch Aktivitätsmenge und Beleuchtungsstärke nicht linear voneinander abhängig sind. Die höchsten Aktivitätswerte wurden bei 10 Lux, die niedrigsten bei 0,5 Lux gemessen, auch bei 45 Lux waren sie sehr gering (Abb. 8, 12 und 14). Vielleicht sind 0,5 Lux für den Siebenschläfer, dessen natürliche Aktivitätsphase nicht nur in die Nacht, sondern auch weitgehend in die Dämmerungszeit fällt, auf die Dauer doch zu gering. Eine Beleuchtungsintensität von etwa 5 Lux erscheint mir daher für künftige Versuche die günstigste zu sein.

Erwähnenswert ist außerdem die zunehmende Winterschlafbereitschaft, die sich in allen drei Versuchsserien beobachten ließ und über die auch HELLER und POULSON (1970) schon berichtet haben. Bei den Tieren I, IV, 12, 14 und 18 treten, manchmal schon vom zweiten Versuchsjahr an, Winterschlafperioden von mehr als 10 Monaten Länge, bzw. sehr kurze Aktivitätsphasen von weniger als zwei Monaten auf. Wahrscheinlich ermöglicht das ständige Angebot an fettreichem Futter den Tieren die Bildung größerer Fettreserven als in der Natur, so daß sie derart lange Ruheperioden ohne Schaden überstehen können. Wenn sich allerdings die Wachphase extrem verkürzte, was bei den Tieren 12 und 14 (Abb. 15 a und c) der Fall war, stieg im darauffolgenden Winterschlaf die Zahl der Zwischenaktivitäten stark an.

Noch ist umstritten, ob circadiane und circannuale Rhythmik gekoppelt, oder unabhängig voneinander schwingen. (ELLIOTT, STETSON und MENAKER 1972; MENAKER 1974). Für den Siebenschläfer konnte in der vorliegenden Untersuchung eine solche Koppelung nicht nachgewiesen werden. Denn bei Tier I beträgt z.B. im Jahre 1972 der durchschnittliche subjektive

Tag 30 Stunden. Bei einer starren Koppelung beider Systeme müßte das subjektive Jahr 360 x 30 Stunden = 450 Tage betragen. Zwischen Beginn der Aktivitätsperiode 1972/73 liegen aber nur 377 Tage. In der Tabelle III wird, um Tendenzen verdeutlichen zu können, für alle Tiere der Serien C bis E das nach der durchschnittlichen Tagesperiodenlänge zu erwartende subjektive Jahr mit dem tatsächlichen verglichen. Beide stimmen in keinem Fall auch nur annähernd überein. Selbst die geringste Abweichung beträgt noch 23 Tage (Tier 19), während die größte bei 206 liegt (Tier 13). Mit einer Ausnahme (Tier 19) ist das subjektive Jahr dabei kürzer, als es nach der Berechnung sein dürfte, vielfach sogar kürzer als das objektive, obwohl alle subjektiven Tageslängen mehr als 24 Stunden betragen. Bei manchen Tieren trat zudem während einer gesamten Wachphase keine circadiane Aktivität auf. Dennoch blieb ein deutlicher Jahresrhythmus bestehen. Da der Siebenschläfer außerdem, zumindest im tiefen Winterschlaf, keine Tagesperiodik in seinen Stoffwechselvorgängen zeigt (POHL 1961, 1964), erscheint mir eine Steuerung des Jahresrhythmus durch den Tagesrhythmus bei stark ausgeprägten Winterschläfern unwahrscheinlich. Beide Rhythmen können nicht mit den Zeigern einer Uhr verglichen werden, deren Umlaufgeschwindigkeiten in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen, sondern eher mit zwei Zahnrädern, die durch eine Rutschkuppelung miteinander verbunden sind, so daß sie sich auch selbständig drehen können.

Dagegen wirkt umgekehrt die Jahresperiodik in gewisser Weise auf die Tagesperiodik ein. Verfolgt man nämlich die Verteilung der lokomotorischen Aktivität vom Ende eines Winterschlafs bis zum Beginn des nächsten, so findet man nie während der ganzen Zeit circadiane Rhythmik, auch wenn diese sonst sehr deutlich ausgeprägt ist. Stets baute sich der freilaufende Rhythmus erst eine gewisse Zeit nach dem Erwachen wieder auf. Diese betrug z.B. bei Tier 19 im Jahre 1974 nur vier Tage (Abb. 13), konnte aber auch bis zu 2 1/2 Monaten andauern (Tier I, 1973, Abb. 10). Hatte sich die circadiane Periodik aber einmal manifestiert, blieb sie manchmal bis zum folgenden Winterschlaf bestehen, was z.B. bei

Tier IV in den Jahren 1972 bis 74 der Fall war (Abb. 10 b). Oft zerfiel jedoch der Rhythmus schon früher, im extremen Fall bei Tier 17 im Jahre 1974 bereits zwei Monate bevor die Wachphase endete (Abb. 13).

TABELLE III: Verhältnisse zwischen Tages- und Jahresperiodenlänge der Serien C - E (Wildfänge)

Tier	Aktivitäts-phase	Durchschn. Länge des subj. Tages (Std.) mit Range			Länge des zu erwartenden subj. Jahres (Tage)	Tatsächliche Länge des subj. Jahres (Tage)	Differenz (Tage)
		UR	$\bar{x}$	OR			
I	1972	28	27	35	450	377	73 -
	1973	27	27,5	28	413	336	77 -
	1974		-		-	337	-
IV	1972	27	30	35,5	450	395	55 -
	1973	26	29	30	435	351	84 -
	1974	26,5	32	37	480	443	37 -
12	1974	31	34	37	510	362	148 -
	1975 (1)	27	33	42	495	413	179 -
13	1974 (1)	26	26	27	390	184	206 -
	1975 (1)		-		-	166	-
14	1974	26	26	26	390	223	167 -
	1975	25	25	25,5	375	X	-

TABELLE III (Fortsetzung):

Tier	Aktivitäts-phase	Durchschn. Länge des subj. Tages (Std.) mit Range			Länge des zu erwartenden subj. Jahres (Tage)	Tatsächliche Länge des subj. Jahres (Tage)	Differenz (Tage)
17	1974	31	36	46	540	395	145 -
18	1974/75	26	29	50	435	458	23 +
19	1974/75	26	29	38	435	X	-

Zeichenerklärung: - In der Aktivitätsphase kommt nur regellose Aktivität vor.
X Die Jahresperiode war Ende 1975 noch nicht voll durchlaufen (der Winterschlaf dauerte noch an).
UR: Unterer Range (1): Erste Aktivitätsphase in diesem Jahr
OR: Oberer Range
$\bar{x}$: Durchschnitt

Anmerkung: Die durchschnittliche Länge des subjektiven Tages ist hier analog wie in Tabelle II, (s. dort) aber jeweils nur für eine Aktivitätszeit und nicht für die ganze Versuchszeit berechnet. Deshalb können die für jedes Tier errechneten Mittelwerte und der Range in beiden Tabellen voneinander abweichen.

2. Kaspar - Hauser - Tiere (Serie G)

Bei der Aktivitätsverteilung der Kaspar - Hauser - Tiere im Selbstwählversuch fallen zwei deutlich voneinander getrennte Phasen auf. Mit Ausnahme von Tier 24 KH (45 Lux), das zu früh starb um sichere Aussagen zu gestatten und wahrscheinlich an Lichtschädigung litt, zeigten sie alle etwa ein bis anderthalb Jahre hindurch hohe Aktivitätswerte, die relativ konstant blieben, oder unabhängig von jahresperiodischen Vorgängen schwankten (Abb. 17 a - d). Da die Tiere im Herbst 1973 noch überwiegend in einem Gemeinschaftskäfig lebten, der ihnen nicht genug Unterschlupfmöglichkeiten bot, hätte ihr erster Winterschlaf kaum zur gleichen Zeit wie unter natürlichen Bedingungen einsetzen können. Aber selbst nach der Umquartierung in Einzelkäfige fiel die Aktivität durchaus nicht sofort ab, sondern stieg bei zwei Tieren, wohl aufgrund der vergrößerten Bewegungsfreiheit anfangs noch vorübergehend an. Eine Winterschlafbereitschaft kann also noch nicht bestanden haben; sie trat erst wesentlich später, zu individuell sehr unterschiedlichen Zeiten ein und nahm auch nur sehr langsam zu.

So war der erste Winterschlaf von Tier 23 KH, der nach 11 Versuchsmonaten eintrat, noch sehr kurz und wurde häufig unterbrochen, der zweite dagegen nahm, gemessen an den sich nach und nach verringernden Zwischenaktivitäten, allmählich an Tiefe zu (Abb. 17 d). Tier 21 KH benötigte nach dem steilen Abfall der Aktivität, der nach 15 Versuchsmonaten begann, immerhin noch weitere 6 Monate, bis es, wenigstens für einige Tage gänzlich inaktiv werden konnte (Abb. 17 b). Auch Tier 22 KH, dessen Kurve sehr stark schwankte, wies Anfang 1975 den stärksten und längsten Aktivitätsabfall auf, bevor es, nach einen vorübergehenden erneuten Anstieg, im April des Jahres nach einer Versuchszeit von 16 Monaten endgültig den ersten Winterschlaf begann (Abb. 17 c). Am längsten blieb Tier 20 KH wach, dessen Aktivität auch die höchsten Werte erreichte. Es fing erst im Oktober 1975, nach 17 Versuchsmonaten an zu schlafen, zu einem Zeitpunkt also, wo unter natürlichen Bedingungen schon seine dritte Ruhephase eingetreten wäre. Dennoch zeigte sich auch bei diesem Tier schon

im Mai und Juni 1975 ein kurzer, aber deutlicher Einbruch der Aktivitätskurve (Abb. 17 a).

Durch das völlige Fehlen von Zeitgebern, fast seit der Geburt der Tiere, wurde die Winterschlafbereitschaft zwar länger als ein Jahr verzögert, ließ sich aber schließlich doch nicht verhindern. Offenbar ist beim Siebenschläfer ein einmaliger Anstoß durch äußere Faktoren nicht unbedingt notwendig, aber doch sehr wirkungsvoll. Fehlt er, so benötigt der endogene Jahresrhythmus lange Zeit um sich zu manifestieren. Die Tiere 22 KH und 23 KH sind möglicherweise dabei, nach beendetem ersten Winterschlaf einen festen Jahresrhythmus mit regelmäßigem Wechsel von Schlaf- und Aktivitätsperioden aufzubauen. Wie dieser im einzelnen aussehen wird und ob er auch bei den anderen Tieren entsteht, muß erst abgewartet werden.

Erwähnenswert ist, daß Kaspar - Hauser - Tiere von Citellus lateralis im LD 12:12 bereits im ersten Versuchsjahr den Winterschlaf begannen (HELLER und POULSON 1970; PENGELLEY und ASMUNDSON 1972). Die Gründe für dieses unterschiedliche Verhalten werden erst geklärt werden können, wenn weitere Kaspar - Hauser - Versuche mit Siebenschläfern durchgeführt worden sind.

In Tabelle IV sind die Gesamtdurchschnitte der Tagesperiodenlängen der Serie G, die auf dieselbe Weise wie die in Tabelle II gewonnen sind, nach Beleuchtungsstärken geordnet, zusammergestellt. Die Lichtintensität schien sich hier stärker als bei den Wildfängen auf die Länge des subjektiven Tages auszuwirken. Die Kaspar - Hauser - Tiere zeigten nämlich im hellen Licht längere, im schwachen kürzere Tagesrhythmen, so daß die ASCHOFF'sche Regel diesmal zutraf. Wahrscheinlich erhielten sich bei manchen Wildfängen Reste der 24 - Stunden - Rhythmik unter der sie vor Versuchsbeginn gelebt hatten, und die Beleuchtungsstärke konnte die Spontanfrequenz der lokomotorischen Aktivität nur noch in begrenztem Maße verändern, während sie bei den Kaspar - Hauser - Tieren zu einer ausschlaggebenden Steuergröße wurde. Eine Stütze dieser Hypothese ergibt sich aus dem Verhalten von Tier 20 KH, bei dem eine Veränderung der Spontanfrequenz beim Wechsel der Lichtbedingung deutlich sichtbar wurde.

Als es zu Beginn der Versuchszeit von 45 Lux in 0,5 Lux überführt worden war, zeigte es etwa 2 Monate lang noch eine Periodenlänge von 24 Std., die später abfiel und sich bei Werten von 23 bis 23,5 Std. einpendelte (Abb. 17 a).

TABELLE IV

Gesamtdurchschnitte der Tagesperiodenlängen
(Kaspar - Hauser - Tiere Serie G)

Beleuchtungs-stärke	Tier	Gesamtdurchschnitt (Std.) mit Range		
		UR	$\bar{x}$	OR
45 Lux	24 KH	26	27	28,5
10 Lux	21 KH	24	25	26
	22 KH	24	25	26
0,5 Lux	20 KH	22	23	24
	23 KH	23	24	24

Zeichenerklärung: UR = unterer Range
OR = oberer Range
$\bar{x}$ = Durchschnitt

Anmerkung s. Tabelle II

Ungeklärt bleibt bislang, warum die Gesamtdurchschnittswerte der Spontanfrequenzen in allen drei Lichtbereichen bei den adulten Wildfängen wesentlich höher liegen und stärker schwanken, als in bei den entsprechenden Kaspar - Hauser - Tieren (Tab. II und IV). Ebenfalls ungeklärt sind noch die Gründe für die im Vergleich zu den adulten Wildfängen wesentlich höhere Aktivitätsmenge. Zur Beantwortung dieser Frage sind längere Versuchsreihen mit größerem Tiermaterial erforderlich.

D. NACHWEIS DER ANGEBORENEN, ENDOGENEN JAHREPERIODIK

Aus der Selbstwählversuchen geht hervor, daß der überwiegende Teil der Siebenschläfer, soweit es adulte Wildfänge waren, mindestens zweimal, soweit es sich um Kaspar - Hauser - Tiere handelte, mindestens einmal in den Winterschlaf gefallen ist. Da dies auch unter verschiedenen Beleuchtungsstärken möglich war, können die Experimente als reproduzierbar gelten. Ein einmaliger Winterschlaf unter Versuchsbedingungen könnte sich bei einem Wildfang noch durch die Nachwirkungen von Umwelteinflüssen aus der Zeit vor Versuchsbeginn erklären lassen. Besonders, wenn die Versuche im Spätsommer oder Herbst angesetzt werden (Serien C und D), kann der Jahresrhythmus, einmal nach dem Sanduhrprinzip angestoßen, unabhängig von Außenfaktoren bis zu Ende ablaufen. Die häufige Wiederholung des Winterschlafs zeigt aber, daß er auch ohne äußere Zeitgeber mehrere Jahre hindurch erhalten bleiben kann. Da sich Beginn und Ende der Ruheperiode außerdem Jahr für Jahr fast immer beträchtlich verschieben, ist nach ASCHOFF (1955) ein hinreichender Beweis für eine endogene Steuerung der Jahresperiodik beim Siebenschläfer erbracht.

Die in den vorigen Kapiteln beschriebenen individuellen Unterschiede in Tages- und Jahresrhythmik stehen dazu keinesfalls im Widerspruch, sondern dienen als weiterer Beleg. Der Jahrerhythmus ist primär endogen und wird durch einen Zeitgeber von ungefähr, aber nie ganz genau der gleichen Frequenz synchronisiert (ASCHOFF 1955). Im Selbstwählversuch lösen keine Umweltfaktoren den Winterschlaf aus, sondern das Tier tritt ihn aus innerer Notwendigkeit, zu seiner spezifischen Zeit an. Durch den Winterschlaf der Kaspar - Hauser - Tiere kann darüber hinaus als bewiesen angesehen werden, daß die endogene Steuerung angeboren ist, wenn sie sich auch erst nach längerer Versuchszeit manifestiert.

Trotzdem soll an dieser Stelle untersucht werden, ob nicht doch synchronisierende Faktoren als Störgrößen in den Versuchen aufgetreten sind. Tier 14 zeigte von September bis Dezember 1973 eine sehr konstante Jahreperiodik von 24 Stunden. Außerdem begann Tier I seinen Winterschlaf 1971 und

1972 jedesmal am selben Tag. Hier kann eine vorübergehende Synchronisation mit einem unbekannten, natürlichen oder künstlich- erzeugten Umweltfaktor stattgefunden haben. Derartige Verhaltensweisen stellen jedoch Ausnahmen dar, weil, wie mehrfach erwähnt, die weitaus meisten ermittelten Tages- und Jahresperiodenlängen von den objektiven Werten abweichen. Ein ständig wirkender synchronisierender Umweltfaktor ist daher für beide Rhythmen ausgeschlossen.

Auch eine soziale Synchronisation erscheint mir bei Haltung in Einzelkäfigen weitgehend unmöglich. Zwar können sich die Tiere, wenn auch nicht optisch, so doch akustisch durch ihre Lautäußerungen oder Geräusche, die sie selbst oder an den Registriereinrichtungen verursachen, gegenseitig wahrnehmen, daß dadurch aber die Phasenlage der Aktivität beeinflußt wird, geht aus meinen Versuchen nicht hervor. Zu groß erscheint die Streuung der circannualen und circadianen Frequenzen.

Bei den Tieren I und IV, 12 und 13 bzw. 17 bis 19, die jeweils zum selben Zeitpunkt in die Versuche genommen wurden, fand zwar der erste Winterschlaf noch etwa in demselben Zeitraum statt, danach liefen die circannualen Rhythmen der betreffenden Tiere aber immer weiter auseinander (Abb. 10, 13 und 15 a - c). Im Bereich der Tagesperiodik fiel lediglich bei den Siebenschläfern Nr. 18 und 19 von August 1973 bis Januar 1974 eine starke Ähnlichkeit der Spontanfrequenzen auf, doch stimmten auch hier die stets für dieselben Zeiträume errechneten 14 - Tages - Durchschnitte nur einmal völlig überein (Abb. 13).

Gerade dort, wo die günstigsten Voraussetzungen für eine gegenseitige Synchronisation gegeben waren, trat sie nachweislich nicht ein. Die Tiere 20 KH und 23 KH zeigten bis zum Winterschlaf fast die gleiche subjektive Tageslänge von 23 bzw. ≤24 Stunden Gesamtdurchschnitt, so daß sich ihre Aktivitätsphase täglich nur geringfügig verschob. Außerdem standen ihre Käfige unmittelbar nebeneinander. Aufgrund seiner etwas geringeren Frequenzen konnte Tier 20 KH das Tier 23 KH mehrmals langsam "überrunden", was z.B. im Juni/Juli und Oktober 1974 geschah. Dabei fielen die täglichen Aktivitätszeiten jedesmal einige Tage lang fast völlig zusammen,

entfernten sich aber anschließend wieder voneinander.

Als ich im Jahre 1973 einmal zwei Siebenschläfer, für die noch keine Einzelkäfige bereitstanden, vorübergehend in einem Gemeinschaftskäfig halten mußte, trat allerdings eine starke soziale Synchronisation ein. Da sich beide stets zur gleichen Zeit im Käfiginneren bewegten, unterschied sich ihr gemeinsames Aktivitätsmuster kaum von dem eines einzelnen Tieres.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß synchronisierende Faktoren, wenn sie überhaupt aufgetreten sind, selten, schwach und nur zeitweilig wirksam waren, die Versuchsergebnisse jedenfalls kaum beeinträchtigen konnten. Jedes Tier hat im Selbstwählversuch seinen spezifischen Tages- und Jahresrhythmus, dessen Phasenlage sich normalerweise von derjenigen anderer Tiere und von Umweltgrößen nicht beeinflussen läßt.

Trotzdem ist der endogene Rhythmus nicht in der Lage, die äußeren Faktoren völlig zu überspielen. In den Wechsellichtversuchen der Serien A und B haben die Siebenschläfer ihren Rhythmus sehr genau nach Zeitgebern ausgerichtet. Erst wenn diese fehlten wurde die endogene Steuerung sichtbar. Diese arbeitete zwar ungenauer als eine exogene, bewahrte die Tiere aber vor einer physiologischen Schädigung durch ständige arhythmische Aktivität (vgl. Tier II und III, Serie C). Auch ist bisher noch keiner der künstlich in den Winterschlaf gebrachten Siebenschläfer, die im DD und bei 5° C lebten, spontan erwacht. In einem Vorversuch zu dieser Problematik aus dem Jahre 1975 - der Siebenschläfer lebte bis zum 28. 7. in der Überwinterungskammer im DD bei 5° C - war selbst bis zu diesem Zeitpunkt kein Aufwachen zu beobachten. Die Fettreserven des Tieres waren schließlich so weit aufgebraucht, daß ich es aufwecken mußte.

Im Winter 1975/76 bot ich einer neuen Versuchsreihe deshalb erstmals 8° C. Bei dieser Temperatur konnte KÖNIG (1960) einen Siebenschläfer, der allerdings auch während des Schlafs natürliches Tageslicht erhielt, im März zum Erwachen veranlassen. Ob sie auch im Dauerdunkel ausreicht, bleibt noch abzuwarten.

E. AUSBLICK AUF EINIGE KÜNFTIGE UNTERSUCHUNGEN

Bisher haben sich meine Versuche auf periodische Vorgänge der lokomotorischen Aktivität und des Winterschlafverhaltens beschränkt. Manche Teilaspekte, wie Verhaltensunterschiede in Bezug auf Geschlecht und Alter der Versuchstiere, sind dabei noch ganz oder weitgehend unberücksichtigt geblieben und müßten später genauer erforscht werden. Noch aufschlußreicher erscheint es mir aber, das Verhältnis der lokomotorischen Aktivitätsperiodik zu anderen physiologischen Rhythmen, besonders dem der Fortpflanzung zu untersuchen.

Diese Rhythmen können nicht für sich allein bestehen, sondern müssen eng miteinander verbunden sein. Eine genaue Einpassung aller längerfristigen physiologischen Vorgänge in den Jahresgang ist nämlich unbedingt erforderlich, da die Aktivitätsphase des Siebenschläfers mit vier bis fünf Monaten nur kurz ist. In diesem begrenztem Zeitraum müssen Brunst, Tragezeit und Brutpflege ablaufen und genügend Fettreserven für den Winterschlaf aufgebaut werden. Wie wenig Spielraum in diesem System vorhanden ist, zeigt sich besonders, wenn junge Siebenschläfer ihren ersten Winterschlaf nicht überleben, weil die Zeit zu ausreichender Nahrungsaufnahme vor Beginn der Kälteperiode nicht mehr reicht und kein genügend großer Fettvorat mehr angelegt werden kann.

Ein Ansatzpunkt zur Klärung dieser Fragen, wäre die Untersuchung über den Einfluß der Kastration auf Beginn und Dauer des Winterschlafs. Das Eintreten kastrierter Tiere in den Winterschlaf (PENGELLEY und ASMUNDSON 1970) scheint mir kein zureichendes Kriterium für eine unabhängige Steuerung von Winterschlafrhythmus und Gonadenzyklus zu sein. Denn endokrinologische Untersuchungen, vor allem an Vögeln (STETSON und ERICKSON 1971) weisen darauf hin, daß die Steuerung der rhythmischen Gonadotropinsekretion aus dem Hypophysenvorderlappen allein durch das ZNS erfolgen kann. Es bedarf dazu nicht des feedbacks der Gonadenhormone.

Über Zusammenhänge zwischen den einzelnen jahreperiodischen Prozessen weiß man gerade bei Schlafmäusen zur Zeit noch sehr wenig. Beim Gartenschläfer (Eliomys quercinus) liegen zwar

Untersuchungen über den Haarwechsel und das Fortpflanzungsgeschehen vor (KAHMANN und TIEFENBACHER 1970; KAHMANN und STAUDENHEIMER 1970), diese sind aber noch recht lückenhaft. Das Ziel späterer Forschungsarbeiten müßte die Untersuchung der Hormonausschüttung im Jahresverlauf in Abhängigkeit von Licht- und Temperatur und deren Einfluß auf Rhythmen der Nahrungsaufnahme, des Körpergewichtes, des Winterschlafs und der Fortpflanzung sein.

Da bei derartigen Versuchen viele Tiere getötet werden müssen, der Siebenschläfer aber unter Naturschutz steht und seine Bestände nicht noch weiter veringert werden sollen, müßte versucht werden, ihn in Gefangenschaft selbst in größerer Zahl zu züchten. Wenn dies nicht gelingen sollte, bietet sich als Ersatz vielleicht der Gartenschläfer an, der sich im Göttinger Institut schon fortgepflanzt hat, oder die kleinere Haselmaus (Muscardinus avellanarius), von der eine größere Anzahl von Tieren auf engerem Raum gehalten werden kann.

Erst wenn die Regulationsmechanismen aller jahreszyklischen Vorgänge bekannt sind, können wir vielleicht zu einer Antwort auf die noch immer offene Frage, in welchem Organsystem das Steuerzentrum des Jahresrhythmus lokalisiert ist, kommen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1) Untersucht wurde die Tages- und Jahresperiodik beim Siebenschläfer im Freiland, im LD 12:12 und 8:16 und im Dauerlicht - Selbstwählversuch. Dabei wurden Wildfänge und Kaspar - Hauser - Tiere verwendet. Sie lebten einzeln in Registrierkäfigen, die Laufräder und Wippen mit Vorrichtungen zur Messung der lokomotorischen Aktivität besaßen. Die Temperatur in den Versuchsräumen betrug 12 $\pm$ 2° C.
2) Die Freiland - Tiere zeigten Jahresaktivitätskurven, die nach dem Winterschlaf zunächst anstiegen, bis zur Sommersonnenwende vorübergehend etwas abfallen konnten, danach erneut anstiegen, im September die höchsten Werte erreichten und anschließend steil abfielen. Bei 2 von 4 Tieren trat der Winterschlaf ein.
3) Im LD 12:12 wurde die Phasenlage der lokomotorischen Aktivität stark durch den vorgegebenen Tagesrhythmus synchronisiert. Von 4 Versuchstieren konnte sich aber nur eines davon lösen und fiel nach elfmonatiger Versuchsdauer in einen Winterschlaf von etwa normaler Länge. Die anderen zeigten keinen oder nur einen sehr kurzen Winterschlaf. Ein Tier, das im Winterschlaf aus einer Freiland - Voliere ausgegraben worden war, setzte, in die Versuchsbedingungen überführt, seinen Winterschlaf nicht fort.
4) Drei Kasper - Hauser - Tiere lebten im LD 8:16. Zwei davon zeigten in den 11 Versuchsmonaten keinen Winterschlaf, das dritte starb.
5) Deutlich sichtbar wurden ein circadianer und ein circannualer Rhythmus im Selbstwählversuch, in dem die Siebenschläfer völlig frei entscheiden konnten, ob sie sich im Hellen (im Käfigraum) oder im Dunkeln (in den Schlafkästen) aufhalten wollten. Die Länge der subjektiven Tage wurde dabei mit Hilfe der Autokovarianzfunktionsanalyse ermittelt.
a) Bei 45 Lux trat bei 2 von 5 Tieren ein endogener circannualer Rhythmus im Wechsel von Aktivitäts- und Ruhephase über bisher vier bzw. fünf Jahresgänge auf. Ein drittes Tier zeigte zwei Überwinterungsphasen.
b) Bei 10 Lux verfielen alle drei Siebenschläfer, einer bisher dreimal, die anderen je zweimal in den Winterschlaf.

c) Zwei von den drei Tieren, die bei 0,5 Lux lebten, überwinterten dreimal. Das dritte zeigte fünf verkürzte Winterschlafperioden von maximal vier Monaten Dauer.

6) Eine endogene Steuerung der Jahresperiodik beim Siebenschläfer kann als bewiesen gelten, da:

a) der Winterschlafrhythmus unter konstanten Umweltbedingungen über mehr als ein Jahr aufrecht erhalten werden konnte und

b) das subjektive Jahr der Versuchstiere fast immer vom objektiven abwich, so daß sich Beginn und Ende des Winterschlafs von Jahr zu Jahr stärker gegeneinander verschoben.

7) Circadiane Rhythmik der lokomotorischen Aktivität trat nie während der gesamten Aktivitätsphasen auf. Vor Beginn des Winterschlafs konnte sie zerfallen, und nach dessen Beendigung baute sie sich erst über einen längeren oder kürzeren Zeitraum wieder auf. Auch in Phasen deutlich ausgeprägter circadianer Aktivität stellte die Länge des subjektiven Tages keine konstante Größe dar.

8) Circadianer und circannualer Rhythmus werden von zwei verschiedenen Oszillatoren gesteuert, da das subjektive Jahr, gemessen am Ende des Winterschlafs, stets wesentlich kürzer war als ein theoretisch errechneter Zeitraum von 360 subjektiven Tagen durchschnittlicher Länge. Außerdem konnte der circadiane Rhythmus nach zwei oder mehr Versuchsjahren völlig wegfallen, wogegen der circannuale erhalten blieb.

9) Von fünf Kaspar - Hauser - Tieren, die im Alter von 3 bis 7 Tagen in die Dauerlicht- Selbstwählversuche gebracht wurden, dort gemeinsam aufwuchsen und später, im Alter von 3 bis 4 1/2 Monaten in Einzelkäfige mit verschiedenen Beleuchtungsstärken überführt wurden (ein Tier bei 45 Lux, zwei Tiere bei 10 Lux und zwei Tiere bei 0,5 Lux), zeigten vier 1 bis 2 Jahre nach Versuchsbeginn ihre erste Überwinterungsphase. So muß als bewiesen angesehen werden, daß der endogene Jahresrhythmus beim Siebenschläfer angeboren ist. Ferner war bei Kaspar - Hauser - Tieren die subjektive Tageslänge stärker von der Beleuchtungsintensität abhängig als bei den Wildfängen.

VI. LITERATUR

ASCHOFF, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. Studium Generale 8, 742 - 776.

- (1959): Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umweltbedingungen. Pflügers Archiv, 270, H1, 9.

ASCHOFF, J.; SAINT PAUL, U. v.; WEVER, R. (1968): Circadiane Periodik von Finkenvögeln unter dem Einfluß eines selbstgewählten Licht - Dunkel - Wechsels. Z. vergl. Physiol. 58, 304 - 321.

BERTHOLD, P. (1974): Endogene Jahresperiodik. Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Konstanzer Universitätsreden 69.

BERTHOLD, P.; GWINNER, E.; KLEIN, H. (1972 a): Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei Sylvia atricapilla und S. borin unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Ornithol. 113, 170 - 189.

- (1972 b): Circannuale Periodik bei Grasmücken. II. Periodik der Gonadengröße bei Sylvia atricapilla und S. borin unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Ornithol. 113, 407 - 413.

BROCK, M. A. (1975 a): Circannual rhythm - I. Free - running rhythms in growth and development of the marin cnidarian, Campanularia flexuosa. Comp. Biochem. Physiol. 51A 377 - 383.

- (1975 b): Circannual rhythm - II. Temperature - compensated free - running rhythm in growth and development of the marine cnidarian, Campanularia flexuosa. Comp. Biochem. Physiol. 51A 385 - 390.

- (1975 c): Circannual rhythm - III. Rhythmicity in the longevity of the marine cnidarian, Campanularia flexuosa. Comp. Biochem. Physiol. 51A 391 - 398.

BÜNNING, E. (1963): Die physiologische Uhr. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer.

BUTSCHKE, H.-W. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (Glis glis L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges 1975, 139.

CADE, T. J. (1964): The evolution in torpidity of rodents. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. 77 - 122.

CAIN, J. R.; WILSON, W. O. (1972): A test of the circadian rule of Aschoff with chickens hens. J. Intersiscipl. Cycle Res. 3, I 77 - 85.

DIXON, W. J. (1973): Computer - Programm BMD 02T. Biomedical Computer Programs. Univ. Calif. Press Berkeley.

EISENTRAUT, M. (1956 a): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena: VEB Gustav Fischer.

- (1956 b): Überwinterung im Tierreich. Stuttgart: Kosmos.

ELLIOT, I. A.; STETSON, M. H.; MENAKER, M. (1972): Regulation of testis function in golden hamsters: A circadian clock measures photoperiodic time. Science 158, 1169 - 1171.

FISCHER, K.; BLIEFERNICHT, H. (1974): Methode zur Untersuchung tages- und jahresperiodischer Schwankungen im Licht- und Temperaturpräferendum bei Mauereidechsen (Lacerta muralis brüggemanni). Selbstwählversuche. Staatsexamensarbeit Göttingen.

FISCHER, K.; BUTSCHKE, H.-W.; MAHLERT, D. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (Glis glis L.) im Selbstwählversuch. Z. Säugetierkunde 40, 65 - 74.

FISCHER, K.; MAHLERT, D. (1972): Langzeitversuche zu lokomotorischen Aktivität und zum Winterschlafverhalten beim Siebenschläfer (Glis glis L.) unter konstanten Bedingungen. Staatexamensarbeit Göttingen.

GOSS, R. J. (1969 a): Photoperiodic control of antler cycles in deer. I. Phase shift and frequency changes. J. Exptl. Zool. 170, 311 - 324.

- (1969 b): Photoperiodic control of antler cycles in deer. II. Alterations in amplitude. J. Exptl. Zool. 171, 223 - 234.

GWINNER, E. (1967): Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. Naturw. 15/16, 447.

- (1968): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. J. Ornithol. 109, 70 - 93.

GWINNER, E.; BERTHOLD, P.; KLEIN, H. (1971): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. II. Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichtes und der Zugunruhe bei Phylloscopus trochilus und Ph. collybita. Ornithol. 112, 253 - 265.

HELLER, H. C.; POULSON, T. L. (1970): Circannion rhythm - II. Endogenous und exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (Eutamias) and ground squirrels (Spermophilus) Comp. Bioch. Physiol., 33, 357 - 383.

HEPPNER, F. H.; FARNER, D. S. (1971): Periodicity in self - selection of photoperiod. Biochronometry. Nat. Acad. of Sci. Wash. D. C.

IMMELMANN, K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. Zool. Jb. Syst. 91, 91 - 200.

-(1967): Periodische Vorgänge in der Fortpflanzung tierischer Organismen. Studium generale 20, 15 - 33.

JEGLA, Th. C.; POULSON, Th. L. (1970): Circannian rhythms - I. Reproduction in the cave crayfish (Orconectes pellucidus inermis). Comp. Biochem physiol 33, 347 - 355.

KAHMANN, H.; STAUDENMAYER, T. (1970): Über das Fortpflanzungsgeschehen bei dem Gartenschläfer Eliomys quercinus (Linnaeus, 1766). Säugetierkdl. Mitt. XVIII, H1, 97 - 114.

KAHMANN, H.; TIEFENBACHER, L. (1970): Über Haarwechsel und Haarkleid des Gartenschläfers Eliomys quercinus (Linnaeus, 1766). Z. Säugetierkunde 35, 89 - 103.

KOENIG, L. (1960): Das Aktionssystem des Siebenschläfers (Glis glis L.). Z. Tierpsychol. 17, 427 - 505.

KÖNIG, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers Glis g. glis (LINNAEUS 1766). Z. Morph. Ökol. Tiere 48, 545 - 575.

LANG, H.-J. (1973): Untersuchungen zur Tages- Monats- und Jahresperiodik der Lichtempfindlichkeit beim Guppy (Lebistes reticulatus). Habil. Schrift Göttingen.

MARSHALL, A. J.; SERVENTY, D. L. (1959): Experimental demonstration of an internal rhythm of reproduction in a transequatorial migrant (The short - tailed Shearwater Puffinus tenuirostris). Nature 184, 1704 - 1705.

MENAKER, M. (1974): Circannual rhythms in circadian perspective. In: Circannual Clocks (E. T. PENGELLEY, ed.), New

York, San Francisco, London: Academic Press.

MERKEL, F. W. (1962): Der Einfluß eines künstlich beibehaltenen Langtages auf Kleinvögel. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Zool. Anz. 25, Suppl. Bd. 357 - 363.

MOHR, E. (1950): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena: Gustav Fischer.

PENGELLEY, E. T.; ASMUNDSON, S. J. (1969): Free - running periods of endogenous circannian rhythms of the golden - mantled ground squirrel (Citellus lateralis). Comp. Biochem Physiol. 30, 177 - 183.

- (1970): The effect of light on the free - running circannual rhythm of the golden - matled ground squirrel (Citellus lateralis). Comp. Biochem Physiol. 32, 155 - 160.
- (1971): Annual biological clocks, In: Scientific American 224, 72 - 78.

PENGELLEY, E. T.; FISHER, K. C. (1957): Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden - mantled ground squirrel (Citellus lateralis). Nature 180, 1371 - 1372.

- (1961): Rhythmical arousal from hibernation in the golden - mantled ground squirrel (Citellus lateralis tescorum). Can. J. Zool. 39, 105 - 120.
- (1963): The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behaviour of captive golden - mantled ground squirrels (Citellus lateralis tescorum). Can. J. Zool. 41, 1103 - 1120.

PENGELLEY, E. T.; KELLY, K. H. (1966): A "circannian" rhythm in hibernating species of the genus Citellus with observations on their physiological evolution. Comp. Biochem. Physiol. 19, 603 - 617.

POHL, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. Z. vergl. Physiol. 45, 109 - 153.

- (1964): Diurnal rhythms and hibernation. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. 71, 360 - 371.
- (1968 a): Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. 58, 364 - 380.
- (1968 b): Wirkung der Temperatur auf die mit Licht synchro-

nisierte Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. 58, 381 - 394.

RENSING, L. (1972): Periodic geophysical and biological signals as Zeitgeber and exogenous inducers in animal organism. Biometeorology 5, 113 - 125.

SCHWAB, R. G. (1971): Circannian testicular periodicity in the European Starling in the absence of photoperiodic change. In: "Biochronometry" (M. MENAKER ed.), Friday Harbor, Wash. D. C.

SWETSON, M. H.; ERICKSON, J. E. (1971): Endocrine effects of castration in white - crowned sparrows. Gen. and Comp. Endocrin. 17, 105 - 114.

SUOMALATINEN, P. (1964): Mammalian Hibernation II. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV.

THINÈS, G. (1970): Periodic variation in the photic behaviour of the tench (Tinca tinca L.) in self - regulating conditions. J. Interdiscipl. cycle Res. Vol 1 number 4, 363 - 377.

VIETINGHOFF - RIESCH, A. (1960): Der Siebenschläfer. Monographie der Wildsäugetiere. Jena: VEB Gustav Fischer.

WAHLSTRÖM, G. (1971): The internal clock of the canary. Experiments with self - selection of light and darkness. In: "Biochronometry" (M. MENAKER, ed.), Friday Harbor Wash. D. C.

WARDEN, A. W.; SACHS, B. D. (1974): Circadian rhythms of self - selected lighting in hamsters. J. Comp. Physiol. 91, 127.

ABBILDUNGEN

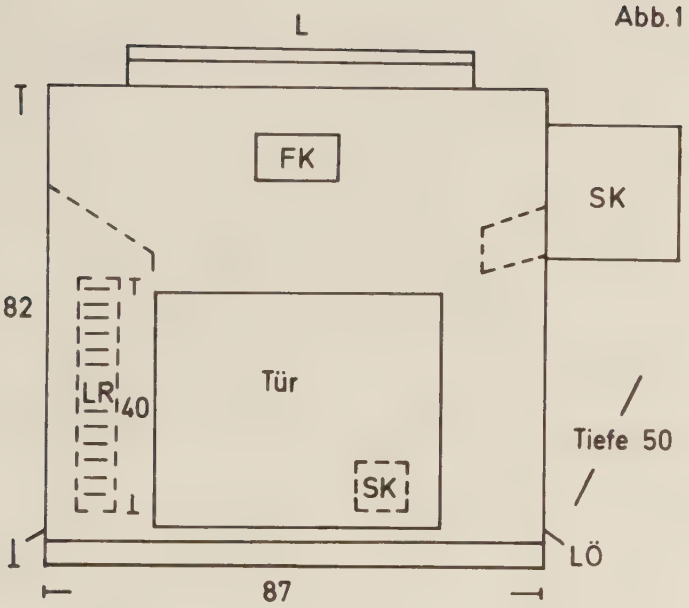

Abb. 1: Registrierkäfig in Frontansicht. FK = Futterkasten; L = Lampe; LR = Laufrad; LÖ = Lüftungsöffnung; SK = Schlupfkasten;

Beschreibung: siehe Kap. II A.
Maße in cm.

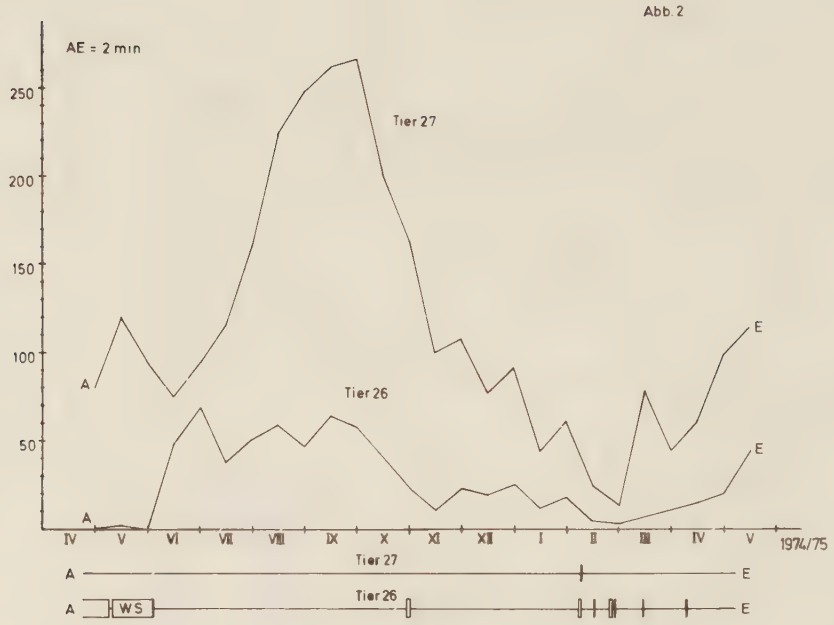

Abb. 2: Jahresaktivität der Tiere 26 und 27. Freiland - Versuch, Serie F (Kap. III B). Die Zeichnung stellt im oberen Teil die Jahresaktivitätskurve, im unteren die Verteilung zwischen Aktivität und Winterschlaf dar.
Ordinate: Aktivitätseinheiten (AE) pro Tag
Abszisse: Monate
A: Anfang des Versuchs E: Ende des Versuchs
(A): Beginn der Aktivitätsmessung, sofern nicht mit Versuchsbeginn identisch.

——— synchronisierte Aktivität

—|—|— einzelne Tage ohne Aktivität

[WS] Winterschlaf mit mehr als einen Tag Dauer

Zwischenaktivitäten von:

[1WS] weniger als einen Tag Dauer

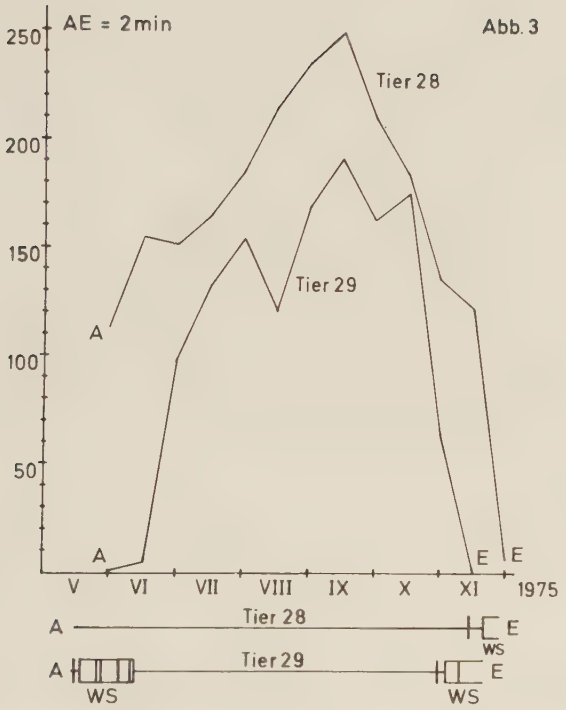

Abb. 3: Jahresaktivität der Tiere 26 und 27.
Freiland - Versuche, Serie F (Kap. III B).

Erläuterungen s. Abb. 2.

Abb. 4a

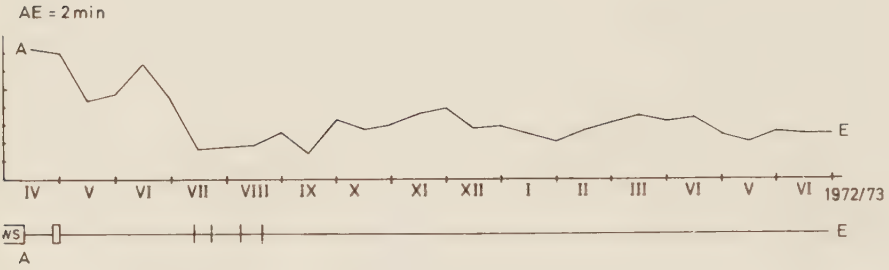

Abb. 4 a: Jahresaktivität von Tier V, LD 12:12, Serie A (Kap. III D1).

Erläuterungen s. Abb. 2.

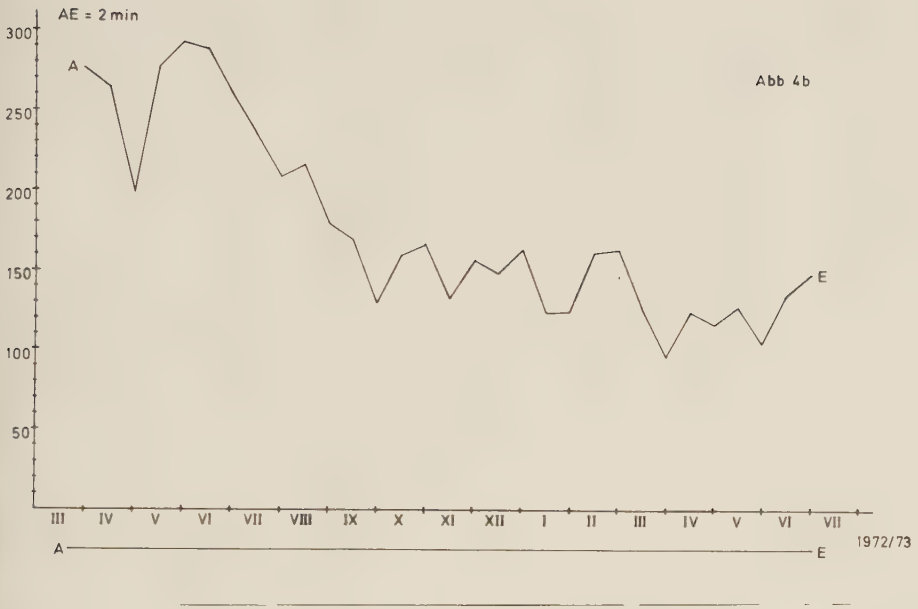

Abb. 4 b: Jahresaktivität von Tier VI, LD 12:12, Serie A (Kap. III D1).

Erläuterungen s. Abb. 2.

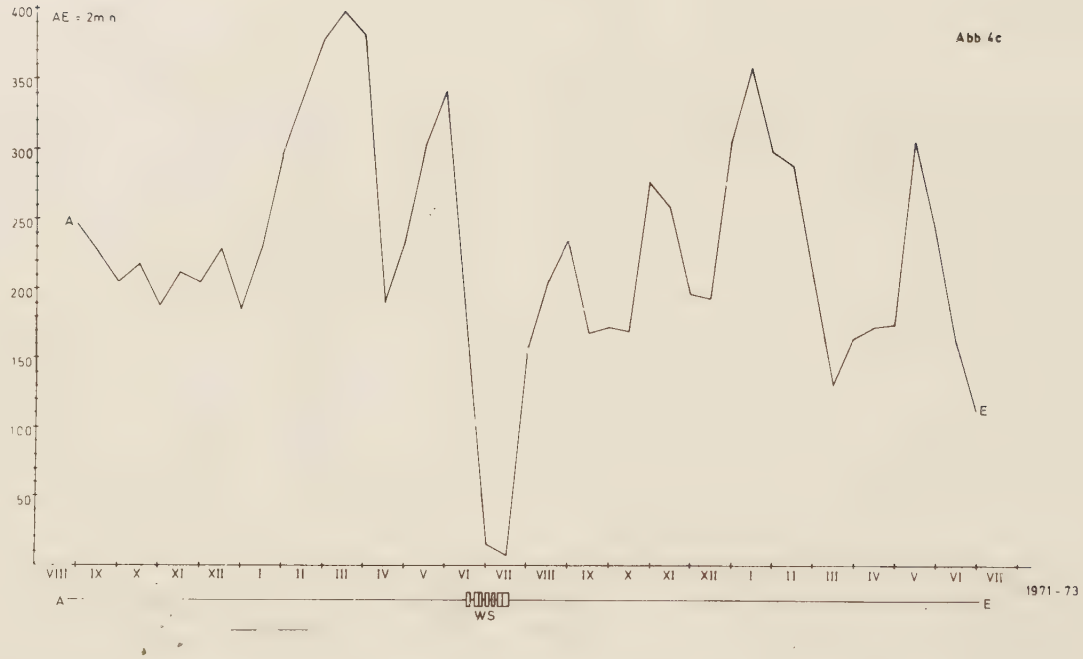

Abb. 4 c: Jahresaktivität von Tier VII, LD 12:12, Serie A (Kap. III D1).
Erläuterungen s. Abb. 2.

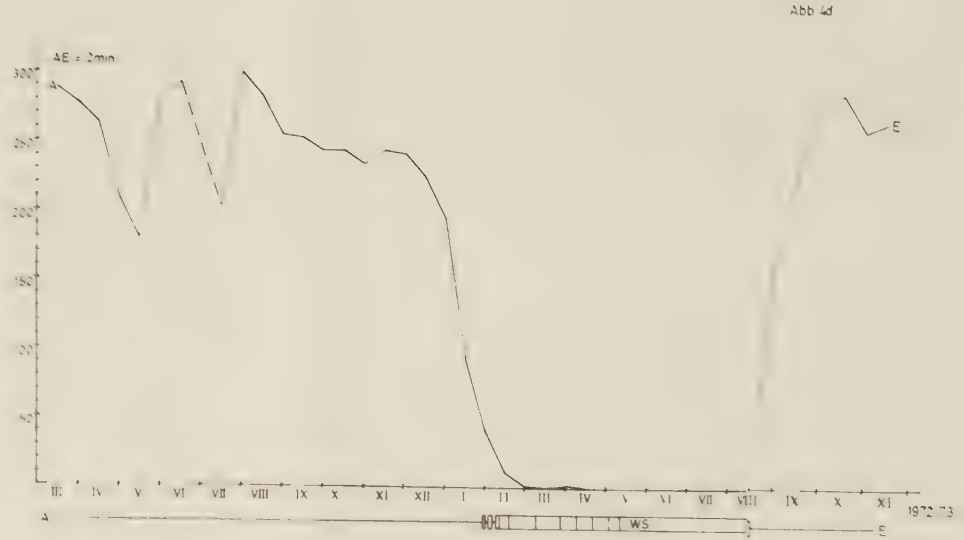

Abb. 4 d: Jahresaktivität von Tier VIII, ID 12: 12, Serie A (Kap. III D1).
Unterbrochene Linie: Bereich, in dem die Aktivität nicht gemessen werden konnte, da das Tier aus dem Käfig entkommen war. Weitere Erläuterungen s. Abb. 2.

Abb. 5

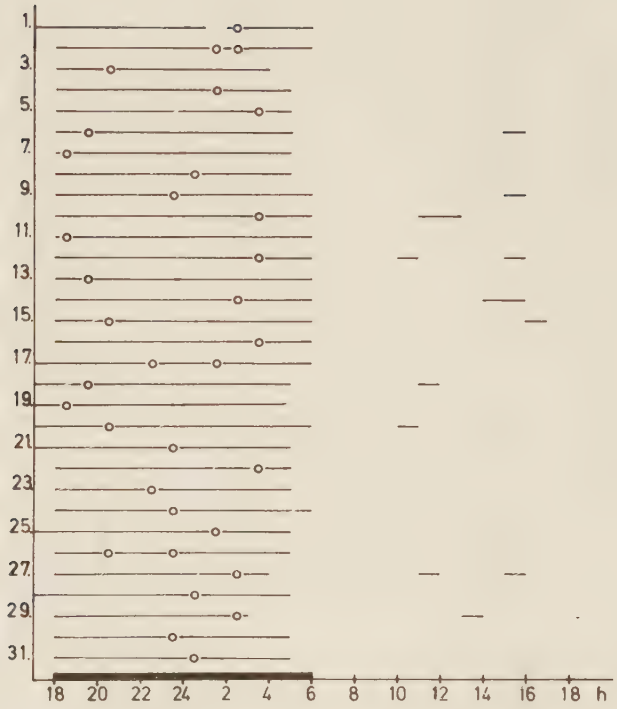

Abb. 5: Tagesaktivität von Tier VII, LD 12:12, Serie A, März 1972 (Kap. III D1).
Ordinate: Monatstage
Abszisse: realer 24 - Stunden - Tag
Schwarze Linien: Stunden, in denen lokomotorische Aktivität gemessen wurde.
Leere Kreise: Stunde der größten Aktivität
Dicker schwarzer Balken an der Abszisse: Dunkelphase

Abb. 6

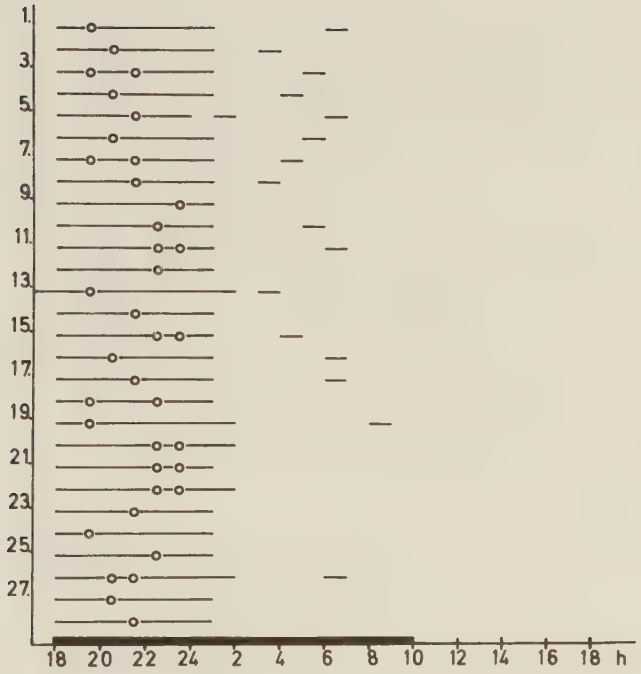

Abb. 6: Tagesaktivität von Tier IX KH, LD 8:16, Serie B, Februar 1973 (Kap. III D2).

Erläuterungen s. Abb. 5.

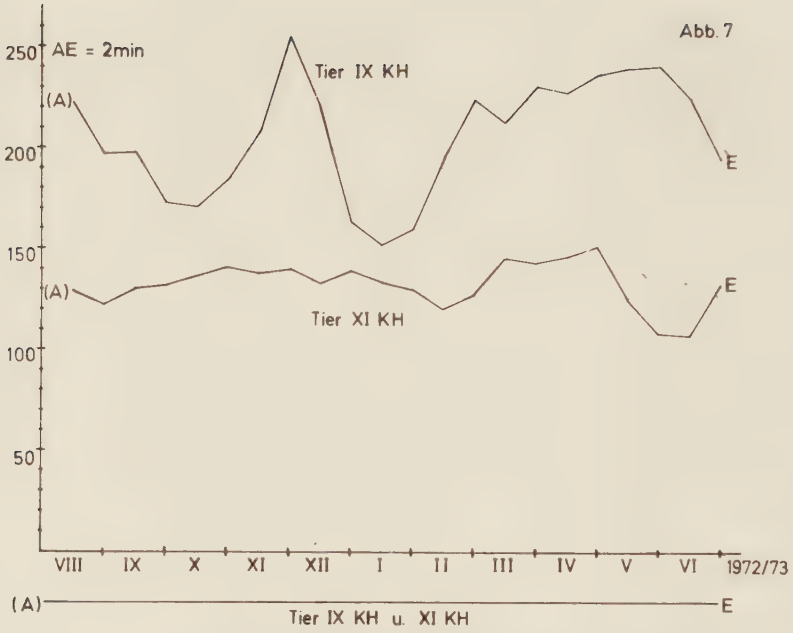

Abb. 7: Jahresaktivität der Tiere IX KH und XI KH, LD 8:16, Serie B (Kap. III D2).

Erläuterungen s. Abb. 2.

Abb. 8

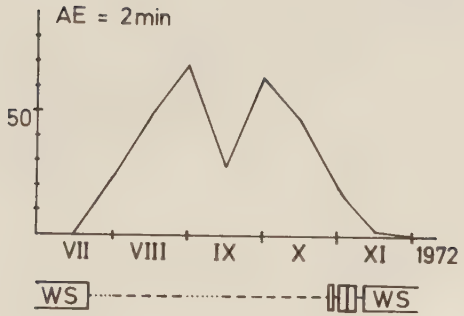

Abb. 8: Jahresaktivität von Tier IV, 45 Lux LL/0 Lux DD, Serie C, 1972 (Kap. III E1).

..... regellose lokomotorische Aktivität

– – – deutlich ausgeprägte circadiane lokomotorische Aktivität

Weitere Erläuterungen s. Abb. 2.

Abb. 9

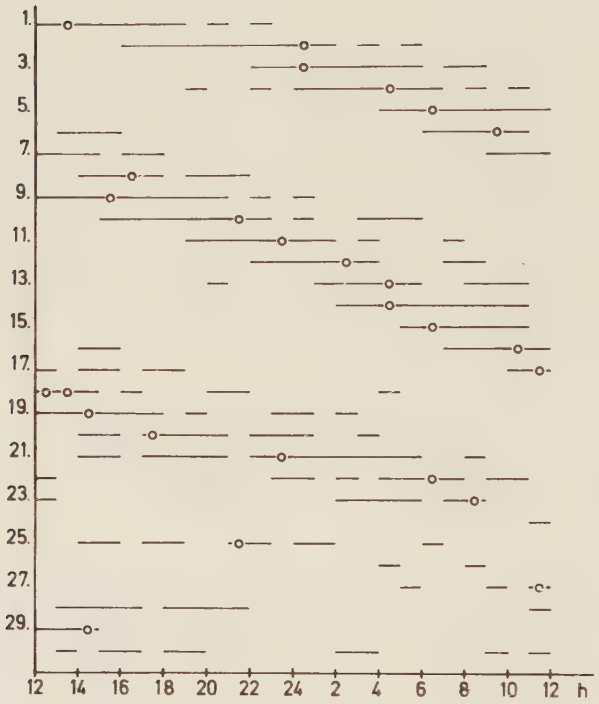

Abb. 9: Tagesaktivität von Tier IV, 45 Lux LL/0 Lux DD, Serie C, September 1971 (Kap. III E1).
Erläuterungen s. Abb. 5.

Abb. 10a

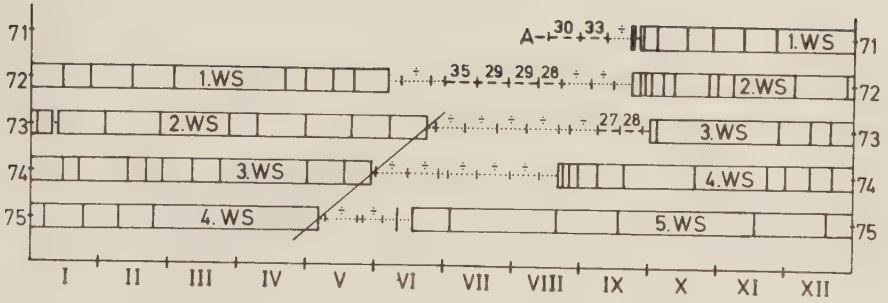

Abb. 10 a: Jahresaktivitätsdiagramm von Tier I, 45 Lux LL/ O Lux DD, Serie C (Kap. III E1).
Ordinate: Jahre Abszisse: Monate
A: Anfang des Versuchs E: Ende des Versuchs

– – – – deutlich circadiane lokomotorische Aktivität

..... anscheinend regellose lokomotorische Aktivität

31 Bereiche, in denen die Aktivitätsverteilung mit dem Computer-Programm überprüft und eine bestimmte durchschnittliche Tagesperiodenlänge, bzw. regellose Aktivität gefunden wurde.

Hilfslinie, die Regelmäßigkeiten in der Jahresperiodik verdeutlichen soll.

einzelne Tage ohne Aktivität

Winterschlaf mit Zwischenaktivitäten von:
mehr als einen Tag Dauer
weniger als einen Tag Dauer

Abb 10b

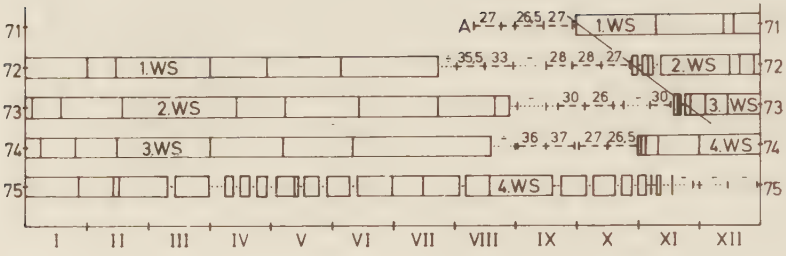

Abb. 10 b: Jahresaktivitätsdiagramm von Tier IV, 45 Lux LL/ 0 Lux DD, Serie C (Kap. III E1).

Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 11

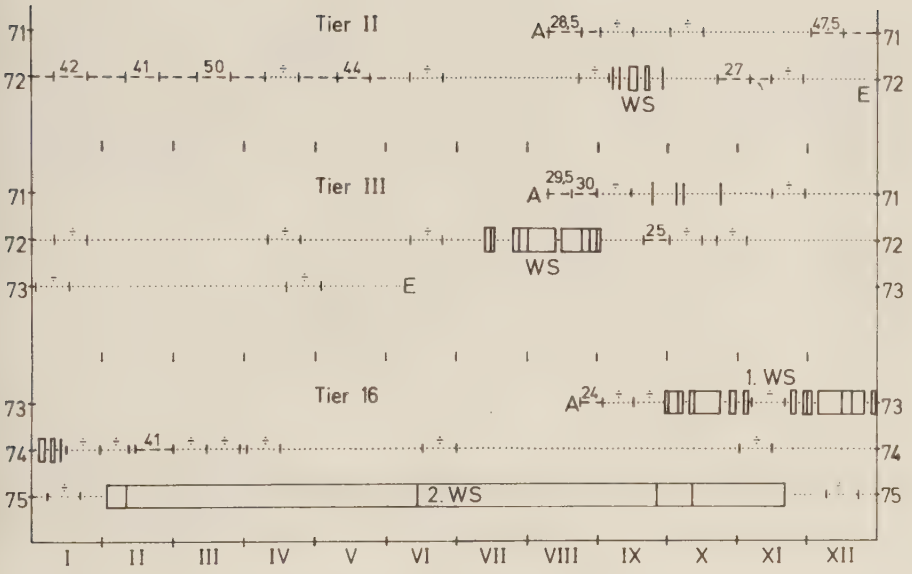

Abb. 11: Jahresaktivitätsdiagramme der Tiere II, III und 16, 45 Lux LL/0 Lux DD, Serie C (Kap. III E1).

Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 12

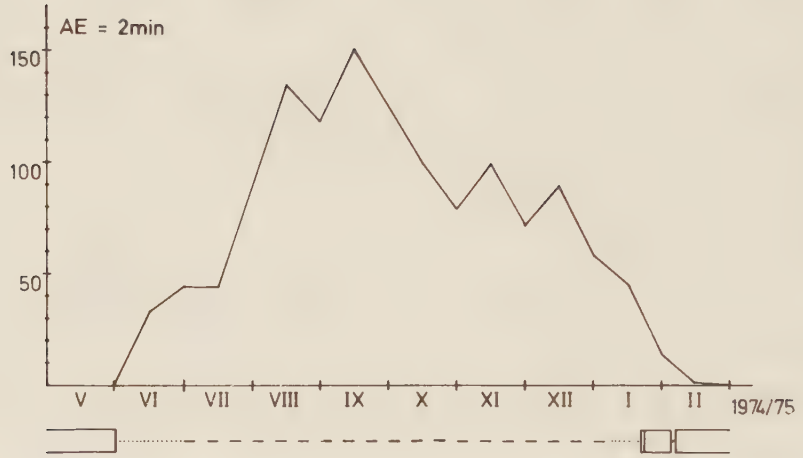

Abb. 12: Jahresaktivität von Tier 18, 10 Lux. LL/0 Lux DD, Serie D. (Kap. III E2).

Erläuterungen s. Abb. 2 und 8.

Abb. 13

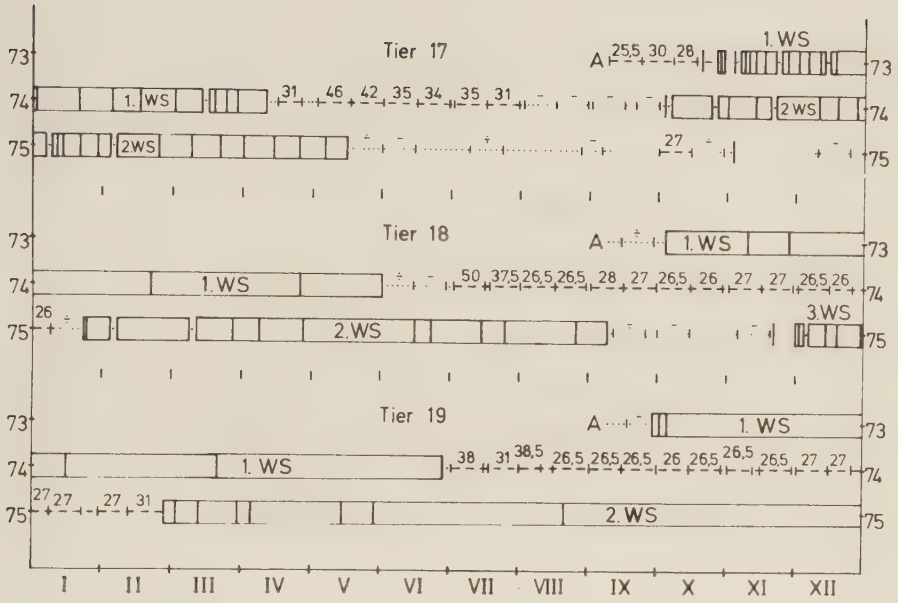

Abb. 13: Jahresaktivitätsdiagramme der Tiere 17 bis 19, 10 Lux LL/0 Lux DD, Serie D (Kap. III E2).

Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 14

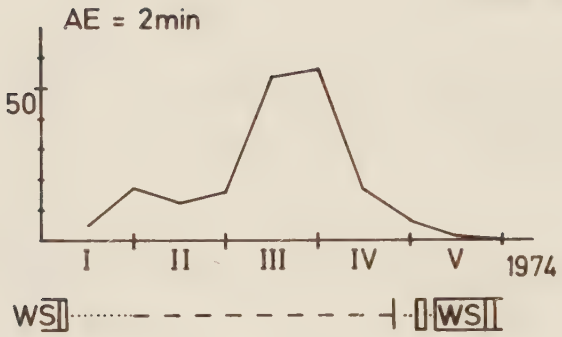

Abb. 14: Jahresaktivität von Tier 14, 0,5 Lux LL/0 Lux DD, Serie E (Kap. III E3).

Erläuterungen s. Abb. 2 und 8.

Abb. 15a

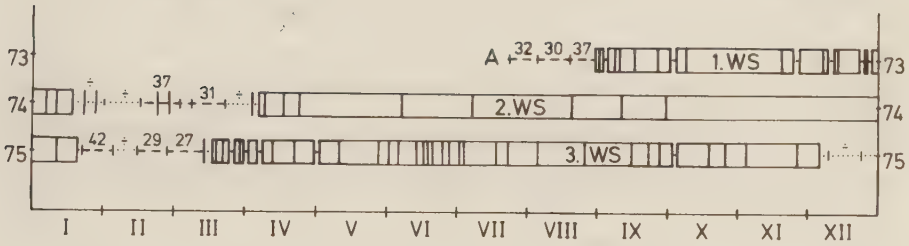

Abb. 15 a: Jahresaktivitätsdiagramm von Tier 12, 0,5 Lux LL/ 0 Lux DD, Serie E (Kap. III E3).

Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 15b

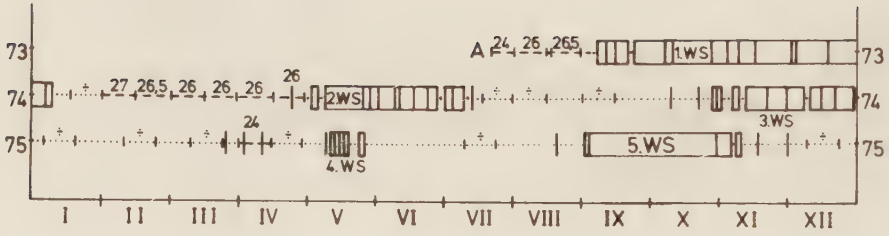

Abb. 15 b: Jahresaktivitätsdiagramm von Tier 13, 0,5 Lux LL/0 Lux DD, Serie E (Kap. III E3).
Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 15c

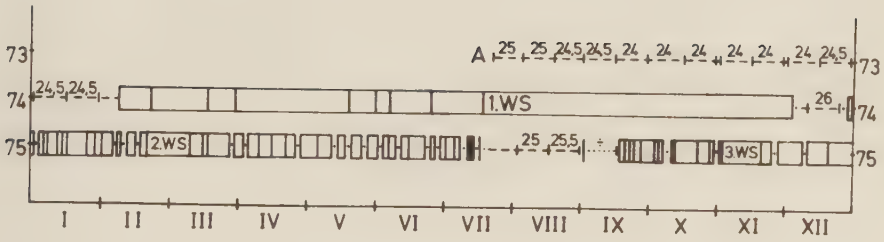

Abb. 15 c: Jahresaktivitätsdiagramm von Tier 14,
0,5 Lux LL/0 Lux DD, Serie E (Kap. III E3).

Erläuterungen s. Abb. 10 a.

Abb. 16

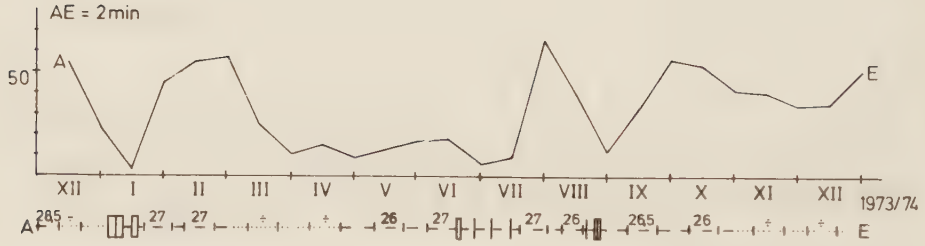

Abb. 16: Jahresaktivität von Tier 24 KH, 45 Lux LL/0 Lux DD, Serie G. (Kap. III E4).

Erläuterungen s. Abb. 2 und 10 a.

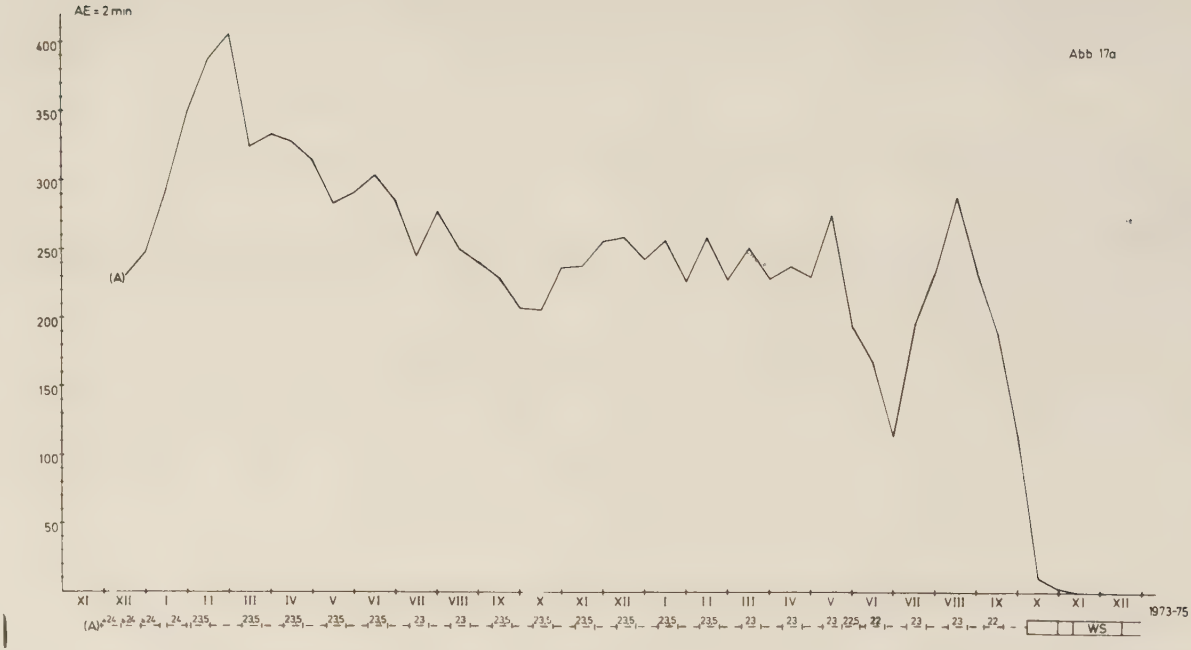

Abb. 17 a: Jahresaktivität von Tier 20 KH, 0,5 Lux LL/0 Lux DD, Serie G (Kap. III E4). Erläuterungen s. Abb. 2 und 10 a.

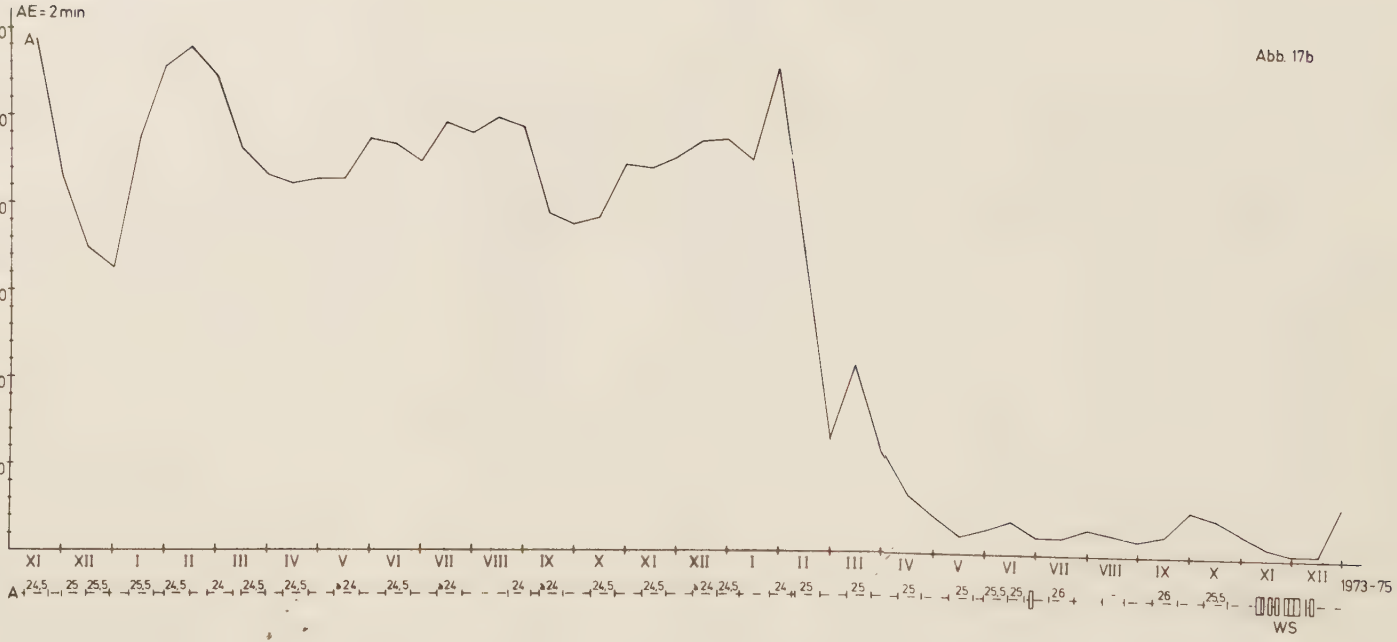

Abb. 17b

Abb. 17 b: Jahresaktivität von Tier 21 KH, 10 Lux LL/0 Lux DD, Série G (Kap. III E4).
Erläuterungen s. Abb. 2 und 10 a.

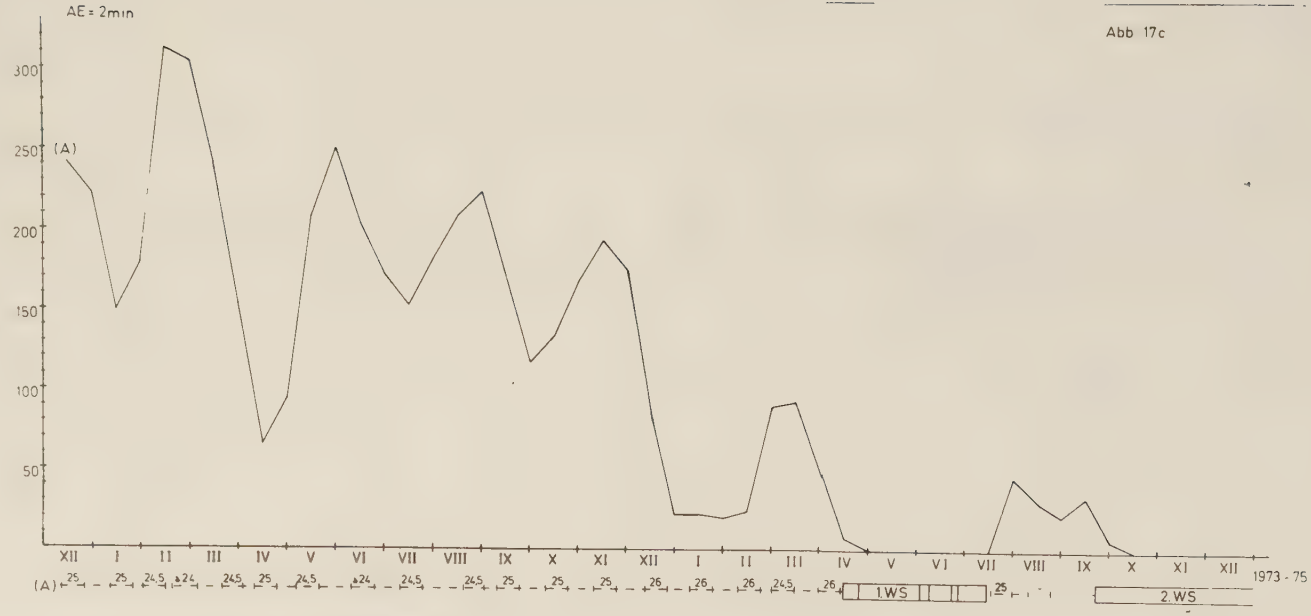

Abb. 17 c: Jahresaktivität von Tier 22 KH, 10 Lux LL/0 Lux DD, Serie G (Kap. III E4). Erläuterungen s. Abb. 2 und 10 a.

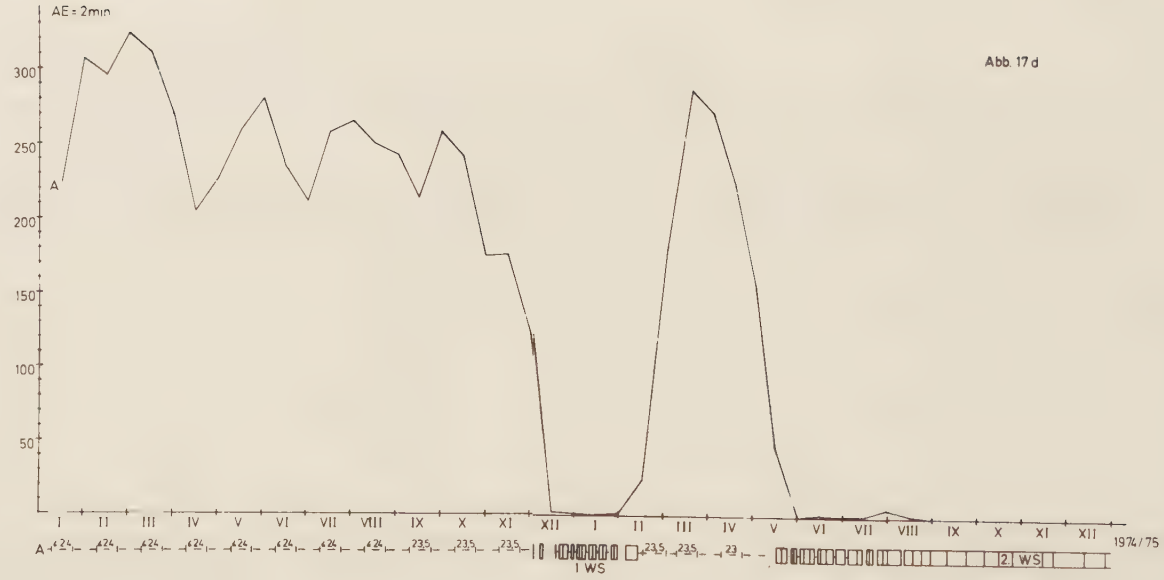

Abb. 17 d: Jahresaktivität von Tier 23 KH, 0,5 Lux LL/0 Lux DD, Serie G (Kap. E4). Erläuterungen s. Abb. 2 und 10 a.

Abb. 18a

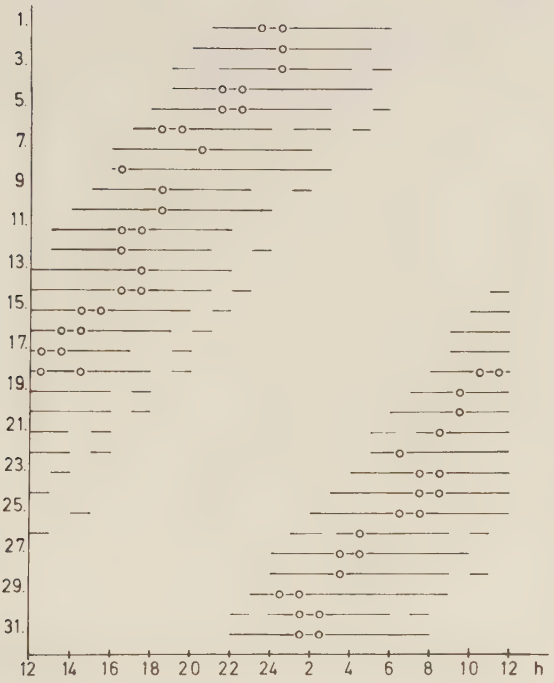

Abb. 18 a: Tagesaktivität von Tier 20 KH, 0,5 Lux LL/ 0 Lux DD, Serie G, März 1975. (Kap. III E 4).

Erläuterungen s. Abb. 5.

Abb. 18b

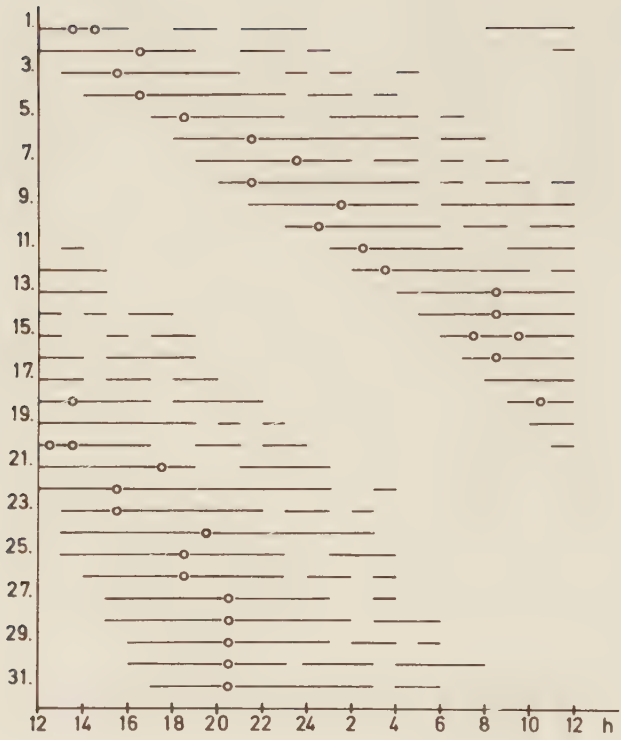

Abb. 18 b: Tagesaktivität von Tier 21 KH, 10 Lux LL/0 Lux DD, Serie G, Januar 1974 (Kap. III E4).

Erläuterungen s. Abb. 5.

Herrn Prof. Dr. Klaus Fischer danke ich für die Vergabe des Themas und die ständige wissenschaftliche Betreuung. Mein Dank gilt weiterhin den Mitarbeitern der Arbeitsgruppe für ihre Hilfsbereitschaft.

Hans-Walter Butschke

(Hans - Walter Butschke)

Hiermit erkläre ich an Eides statt, daß ich die vorliegende Arbeit:

"Untersuchungen zur Tages- und Jahresperiodik bei Siebenschläfern (*Glis glis* L.)"

selbständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt habe. Ferner erkläre ich, daß ich mich noch an keiner anderen Hochschule beworben habe.

Hans-Walter Butschke

(Hans-Walter Butschke)

LEBENSLAUF

Zur Person:

Hans-Walter Butschke, geboren am 26. April 1946 in Lemgo (Krs. Lippe) als Sohn des Justizamtsinspektors Herbert Butschke und seiner Ehefrau Elsa Butschke, geb. Teifel.
Staatsangehörigkeit: Deutsch

Grund- und Oberschulbildung:

Von 1952 bis 1956: Grundschule in Lemgo
Von 1956 bis 1965: Engelbert-Kämpfer-Gymnasium in Lemgo, ab 1960 neusprachlicher Zweig
Ostern 1965: Abitur

Hochschulbildung:

Herbst 1966: Beginn des Biologiestudiums an der Georg-August-Universität Göttingen
April 1969: Vordiplom
April 1971: Diplomprüfung in den Fächern Zoologie, Botanik und Chemie
Oktober 1972: erfolgreicher Abschluß der Diplomarbeit, die unter der Leitung von Prof. Dr. K. Fischer stand.
Anschließend Beginn der Dissertation.

Seit Sommer 1971 bin ich am I. Zoologischen Institut Göttingen als Wissenschaftliche Hilfskraft tätig und betreue dort überwiegend verhaltenskundliche Kurse.

Veröffentlichungen:

FISCHER, K.; BUTSCHKE, H.-W.; MAHLERT, D. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (Glis glis L.) im Selbstwählversuch. Z. Säugetierkünde 40, 65-74.

BUTSCHKE, H.-W. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (Glis glis L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1975, 139.

SOFORTDRUCK BRAUNSCHWEIG

SOFORTDRUCK BRAUNSCHWEIG